Columbia University
in the City of New York

Library

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XV

COLUMBIA UNIVERSITY
LIBRARY

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1912

XA
.N5722
SER. IX
Vol. 15-16

Droits de traduction et de reproduction réservés.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XV. — N° 1.

[Ce cahier commence l'abonnement aux tomes XV et XVI.]

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1912

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Janvier 1912.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.
22 volumes ..... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger. ..... 30 fr.

LA CROISSANCE TERMINALE DE LA TIGE ET LA FORMATION DES BOURGEONS CHEZ L'*EQUISETUM PALUSTRE*

Par LOUIS VIDAL

COLUMBIA UNIV. LIBRARY.

Dans les recherches qui font l'objet du présent travail, au lieu de nous fonder seulement sur les rapports de position des cellules, nous avons pris comme base principale de nos observations l'étude des contenus cellulaires et le parti qu'on en peut tirer pour délimiter les diverses régions d'un méristème en voie de croissance.

Les noyaux surtout peuvent à cet égard fournir des indications précieuses et dont on ne s'est encore que peu servi. Leur grosseur, leur forme, leur affinité pour les couleurs en général ou leur pouvoir électif pour certaines d'entre elles (érythrophilie, cyanophilie), en renseignant sur leur état d'activité, de repos ou de dégénérescence, permettent de reconnaître l'âge relatif des tissus et d'y discerner les régions où la croissance est intensive de celles où elle est ralentie ou arrêtée. Ceux enfin surpris en division font, par l'orientation de leur plaque équatoriale, prévoir l'emplacement d'une future cloison.

Le protoplasma lui-même, par son abondance variable, sa vacuolisation, ses réactions colorées, peut aussi donner d'utiles points de repère.

Il y a là, comme on le voit, toute une série de faits, dont l'intérêt n'a peut-être pas été méconnu, mais qui ont été fort négligés par suite de l'abus quasi général des éclaircissants. C'est en effet cette pratique qui a d'une façon presque exclusive dirigé l'attention des observateurs sur la seule membrane, alors que d'autres objets méritaient cependant de la solliciter.

Nous avons choisi comme matériel l'*Equisetum palustre*, parce

que cette espèce se prête particulièrement aux coupes à cause de l'homogénéité de ses tissus et de la forme élancée de sa tige, dont les bourgeons grêles permettent une orientation précise. A titre exceptionnel seulement nous avons eu recours à des préparations d'*Equisetum arvense*, espèce que nous avions préférée tout d'abord et qui est d'ailleurs comparable à la précédente parce qu'univaginée comme elle.

Nous avons étudié les tiges aériennes stériles, sur les bourgeons terminaux, recueillis à diverses époques, mais surtout à l'automne et pendant le repos hivernal. Pour qu'ils soient aisément pénétrables par la paraffine, il est essentiel d'en pousser la dissection aussi loin que possible et d'enlever la majeure partie des feuilles. On fixe ensuite au liquide de Carnoy, qui est un fixateur excellent et qui a l'avantage d'être extrêmement pénétrant.

Les coupes, faites en série et obtenues de préférence à 6 μ, sont colorées soit par l'hématoxyline au fer, soit par une des nombreuses méthodes de double coloration.

La double coloration de Rosen (action successive d'une solution aqueuse de fuchsine acide à 1 p. 1000 et d'une solution aqueuse de bleu de méthylène à 2 p. 1000) était ici tout indiquée. Par cette méthode les noyaux actifs se colorent en bleu et ceux au repos en rose.

La méthode de Rosen présente cependant le grave inconvénient de teindre faiblement les membranes. Or, s'il est assurément exagéré de ne jamais regarder qu'elles, il est néanmoins fort important de les bien voir. C'est pourquoi j'ai usé de préférence d'une double coloration nouvelle : le brun Bismarck associé au lichtgrün.

Les coupes sont placées d'abord pendant vingt-quatre heures dans le brun Bismarck en solution à 1 p. 100 dans l'alcool à 30°. Ensuite on lave dans la série des alcools et on immerge pendant deux ou trois minutes dans une solution de lichtgrün à 1 p. 100 dans l'alcool absolu. On lave soigneusement dans l'alcool absolu, puis dans un mélange d'alcool absolu et de xylol, on passe au xylol et on monte dans le baume.

Par ce procédé la chromatine se colore en brun, les nucléoles et le protoplasma en vert ; les noyaux en voie de mitose sont

très bruns, ceux au repos sont plus verdâtres. Les membranes se colorent fortement ; celles qui sont cellulosiques ou pecto-cellulosiques prennent la couleur verte, tandis que celles qui sont lignifiées, subérisées ou cutinisées prennent la couleur brune : dans un vaisseau annelé par exemple, la mince paroi restée cellulosique est d'un beau vert, tandis que les anneaux sont jaune brun.

En somme, par notre procédé brun Bismarck-lichtgrün les noyaux cyanophiles ont un pouvoir électif pour le brun et les noyaux érythrophiles ont un pouvoir électif pour le vert.

Jugeant superflu tout exposé de l'état actuel de nos connaissances sur le développement de la tige des Prêles, car cet exposé a été fait et très bien fait dans des ouvrages classiques assez récents (en particulier dans ENGLER et PRANTL, *Natürlichen Pflanzenfamilien*; dans CAMPBELL, *Mosses and ferns*, et dans STRASBURGER, *Prakticum*, quatrième édition), nous allons immédiatement exposer nos observations, en indiquant au fur et à mesure en quoi elles confirment ou infirment celles de nos devanciers.

Nous avons plus particulièrement porté notre attention sur les points suivants que nous avons groupés en trois chapitres :

1° *La croissance terminale de la tige* : cellule apicale et segments ; sextants ; séparation de la moelle et de la région cortico-stélique ; origine du nœud et de l'entre-nœud ; délimitation des entre-nœuds successifs.

2° *L'origine et la différenciation du faisceau* : apparition de la région stélique ; ses cloisonnements ; pôles ; histologie du protophloème et du protoxylème.

3° *Les bourgeons latéraux* ; assise qui leur donne naissance : cellule gemmaire primordiale, cellule apicale ; origine des racines gemmaires.

Après avoir exposé ces différents faits, nous les résumerons et tâcherons d'en tirer quelques conclusions. Enfin un index bibliographique terminera ce Mémoire.

I. — CROISSANCE TERMINALE DE LA TIGE

La tige de l'*Equisetum palustre* croît, comme on sait, au moyen d'une cellule mère tétraédrique à face supérieure convexe dans laquelle, par des cloisons parallèles aux trois faces planes, se découpent des cellules, dites segments, qui ont la forme d'une table triangulaire.

La cellule mère est toujours volumineuse. Elle est riche en protoplasma; cependant elle renferme presque toujours des vacuoles. Son noyau est sphérique; il est relativement gros et mesure 20 à 25 μ de diamètre.

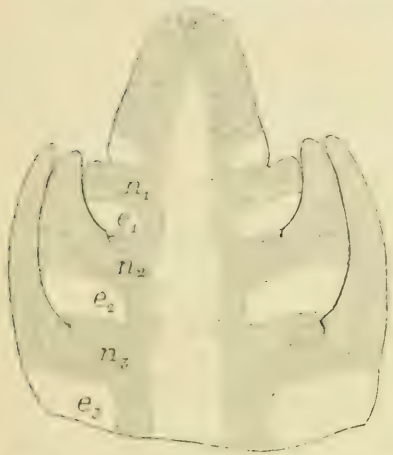


Fig. 1. — Sommet d'une tige aérienne stérile. Les régions teintées sont celles où les noyaux sont fortement cyanophiles. *n*, région nodale ; *e*, région internodale. — Gr. : 150.

Les noyaux des segments sont aplatis, lenticulaires; leur diamètre est à peu près égal à celui du noyau apical qui leur a donné naissance; quant à leur aplatissement, il est d'autant plus marqué que la cellule elle-même est plus plate.

Tous ces noyaux sont denses, riches en chromatine; ils sont naturellement fortement colorables et cyanophiles. Chose remarquable, le noyau de la cellule mère n'est pas toujours celui qui a le pouvoir cyanophile le plus prononcé; souvent, au contraire, il est moins colorable que celui des premiers segments.

Les noyaux de l'initiale et des premiers segments, à cause de leur grosseur, se prêtent relativement bien à l'étude de la karyokinèse. Nous avons figuré ci-contre quelques phases de ce phénomène.

Les chromosomes, observés pendant la mitose, sont en forme de bâtonnets; pendant la prophase ces bâtonnets sont longs et grêles; à l'anaphase ils se raccourcissent singulièrement, mais

sans cependant devenir globuleux comme ceux décrits par Osterhout dans les cellules mères des spores de l'*Equisetum limosum*.

J'en ai évalué le nombre à une vingtaine ; il ne m'a pas été possible de les compter exactement. Comme Osterhout, je n'ai pas observé de centrosomes.

Autour des noyaux nouvellement formés on aperçoit très nettement les irradiations protoplasmiques décrites par Guignard et autres dans le sac embryonnaire.

Les segments sont ordonnés en spirale et s'empilent en trois séries verticales.

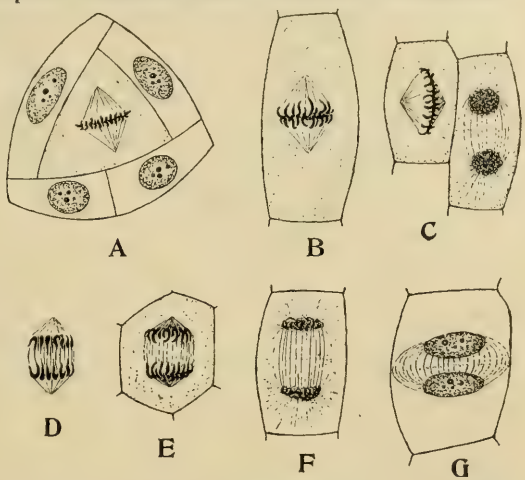


Fig. 2. — A, initiale de la tige et premiers segments vus en coupe transversale; le noyau de la cellule initiale est en voie de division. — Gr. : 500. — B à G : diverses phases de la karyokinèse. — Gr. : 750.

D'après Rees trois segments successifs se constitueraient rapidement l'un après l'autre ; puis, après un intervalle de temps plus long, il se formerait trois autres segments. Ce serait pendant ce temps d'arrêt dans le fonctionnement de la cellule apicale que se produirait un léger déplacement qui amènerait les trois premiers segments à se rabattre dans un plan horizontal. C'est ainsi que s'édifierait la série de disques formés de trois segments, disques dont chacun sera un entre-nœud ou article de la tige.

Cette hypothèse de Rees est toute gratuite. Si nous la rappelons, c'est pour indiquer que ce que nous avons vu ne la confirme pas, au contraire. Tout nous paraît indiquer que les cloisonnements ont une marche ininterrompue, les segments se divisant avec régularité dans l'ordre même de leur apparition.

Ainsi, par exemple dans les deux coupes successives de la même cellule initiale figurée ci-contre (voir figure 3, I et II), on

aperçoit le noyau apical au repos, celui du dernier segment formé (ou premier segment, 1) encore indivis, celui du deu-

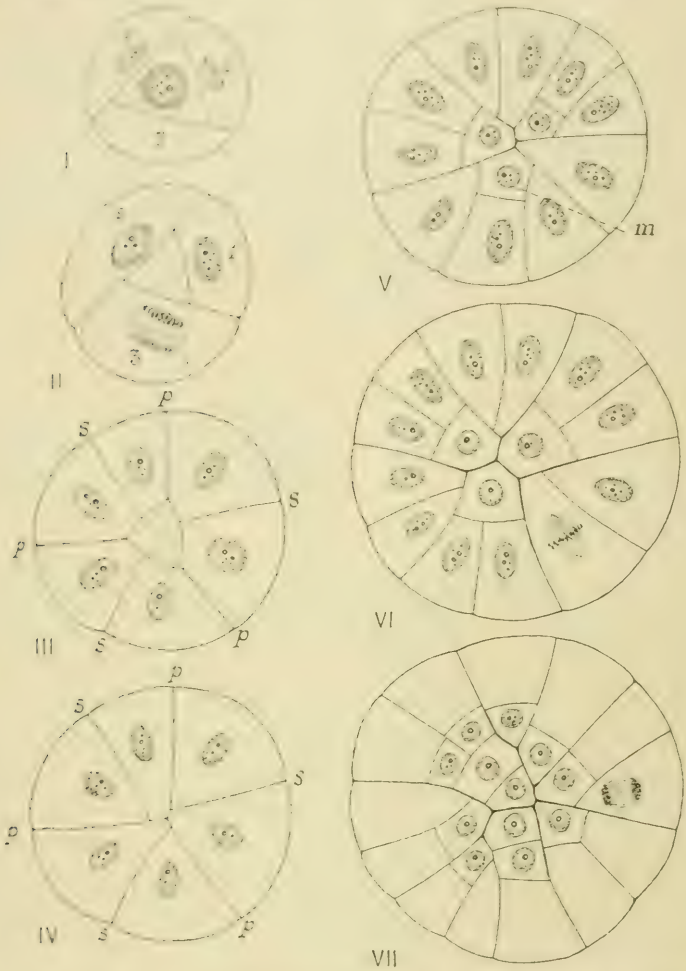


Fig. 3. — Coupes transversales successives du sommet de la tige. Les coupes I à V se suivent sans interruption ; la coupe VI est située à mi-hauteur du cône. Les noyaux ne sont figurés qu'une seule fois, excepté ceux des segments 1 et 2 qui, figurés dans la coupe I, se retrouvent dans la coupe II ; *p*, cloisons principales ; *s*, cloisons sextantielle : *m*, moelle. — Gr : 400.

xième segment en pleine division et celui du troisième segment déjà divisé.

Un autre exemple : (Voir fig. 2 ; A). Ici un seul des trois derniers segments s'est divisé, et naturellement c'est le plus âgé ; mais le noyau de la cellule apicale est en voie de division et sa

plaque équatoriale déjà formée montre qu'il va y avoir formation d'une cloison parallèle au segment n° 3.

On voit comme on peut suivre la continuité avec laquelle se fait la segmentation, et que rien ne permet de supposer un arrêt, suivant l'hypothèse plus ingénieuse que fondée de Rees. A la vérité je crois que si les trois segments arrivent à être situés dans un même plan horizontal, c'est simplement parce que, par la suite, ils s'accroissent d'une manière inégale.

Chaque segment se partage tout d'abord, par une cloison parallèle aux faces planes de la pyramide apicale, en deux tables superposées ayant la moitié de la hauteur du segment. Ce premier cloisonnement est fort important pour la suite du développement, car des deux tables ainsi formées c'est la supérieure qui donnera la moitié supérieure de l'entre-nœud ou région internodale. Ce fait, déjà avancé par les anciens auteurs, a été définitivement établi par Campbell ; nous ne pouvons que le confirmer encore.

Le second cloisonnement dont les segments sont le siège consiste en la division de chaque table en deux par une cloison anticline, à peu près radiale, dite cloison sextantielle.

Après l'apparition des cloisons sextantielles la section transversale de la tige présente six sextants, dont trois seulement se touchent au centre, tandis que les trois autres, alternes avec eux, n'y arrivent pas. La cloison sextantielle, légèrement courbe, vient s'appuyer sur une des parois principales ; le plus souvent elle s'appuie sur la paroi anodique, c'est-à-dire sur la paroi antérieure par rapport au sens de la spirale génératrice des segments. Plus rarement, comme l'a dit Strasburger et comme je l'ai constaté moi-même, elle s'appuie sur la paroi cathodique.

La division en sextants s'opère soit dans le troisième, soit seulement dans le quatrième segment.

En regardant le sommet par en haut Rees a vu une cloison sextantielle se former seulement dans le quatrième segment (Rees, Pl. XI, 2).

Sachs l'indique aussi dans le quatrième segment (page 489, fig. *B*), mais il la place dans le troisième dans une figure empruntée à Cramer (fig. *C*).

Strasburger (fig. 139, A) la place également dans le troisième segment.

D'après mes observations la division en sextants a lieu le plus souvent dans le quatrième segment, mais elle peut se produire dès le troisième (comme par exemple en A, figure 2). Si elle se produit dans le troisième, il est probable qu'elle se forme au moment où le noyau de la cellule mère va se diviser pour donner le quatrième segment, ou bien est en voie de division. Cependant je n'ai pas été assez heureux pour rencontrer les deux noyaux simultanément en mitose.

Les cloisonnements ultérieurs s'effectuent avec une régularité moins rigoureuse, au moins en apparence. Nous disons en apparence, parce qu'il est possible, et nous le soupçonnons fort, que la légère inégalité qui existe entre les segments au point de vue de la rapidité de leur croissance et de leur multiplication ait précisément pour résultat de les amener à se grouper trois par trois dans un même plan horizontal.

Ces cloisonnements sont de deux sortes : 1° les uns, *transversaux*, découpent les segments en un certain nombre d'assises superposées ; 2° les autres, *longitudinaux*, les divisent en régions concentriques : région corticale, région stélique, moelle.

1° *Cloisonnements transversaux*. — Les deux tables superposées qui se forment dès le début dans chaque segment ne tardent pas à se dédoubler, de telle sorte que chaque entre-nœud ou article de tige est, avant l'apparition des feuilles, déjà composé de quatre assises superposées.

Les cellules les plus intérieures de ces assises, celles qui formeront la moelle, acquièrent de bonne heure des caractères qui leur sont particuliers et sur lesquels nous reviendrons. Sauf ces cellules médullaires, qui sont donc à part, les cellules qui forment les assises en question se différencient presque immédiatement par un caractère histologique curieux et qui n'avait, je crois, pas été signalé, à savoir leur inégale cyanophilie.

Les cellules externes, corticales si l'on peut dire, quoiqu'il n'y ait pas encore de régions séparées, qui appartiennent aux assises supérieures, c'est-à-dire à celles qui formeront le nœud, diffèrent des inférieures tout d'abord par leur dimension et leur forme : elles sont plus petites et plus aplaties. Elles en diffèrent

aussi par le contenu protoplasmique, qui est plus dense, moins vacuolisé. Enfin et surtout elles en diffèrent par leurs noyaux. Ces noyaux, ayant une cyanophilie très marquée, se distinguent d'une manière très apparente de ceux du reste de l'entre-nœud.

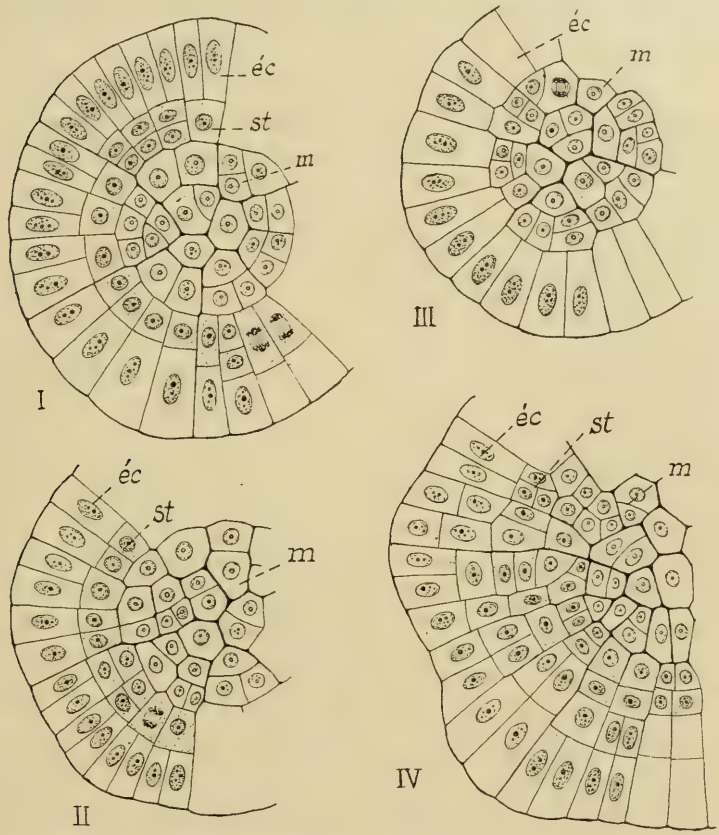


Fig. 4. — Suite des coupes transversales de la figure précédente, allant du milieu du cône à la naissance de la première gaine. On n'a représenté que les plus intéressantes ; *éc*, écorce actuelle ; *st*, région stélique ; *m*, moelle. — Gr. : 400.

Par notre méthode de double coloration, le brun Bismarck-lichtgrün, les noyaux du nœud se colorent en brun tandis que ceux de l'entre-nœud proprement dit se colorent en vert. Par la méthode de Rosen les noyaux du nœud se colorent en bleu, ceux de l'entre-nœud en rose.

Il y a là une opposition très nette qui permet de distinguer facilement les deux régions nodale et internodale, dont se compose chaque entre-nœud, et partant de délimiter les entre-

nœuds successifs. Cette réaction colorée peut être constatée dans tout le méristème, aussi bien à la base du bourgeon, dans les articles formés depuis longtemps, que vers son sommet, dans les articles tout derniers nés, encore dépourvus de feuilles. Cependant l'opposition n'est vraiment sensible qu'à partir du premier entre-nœud feuillé.

C'est, on le voit, un moyen facile et simple de faire apparaître au premier coup d'œil des régions dans un méristème passablement homogène et dont cependant les parties ont une origine diverse.

Dans la région cortico-stélique les cloisonnements par la suite continuent à s'effectuer avec une rapidité inégale ; ils se produisent plus vite

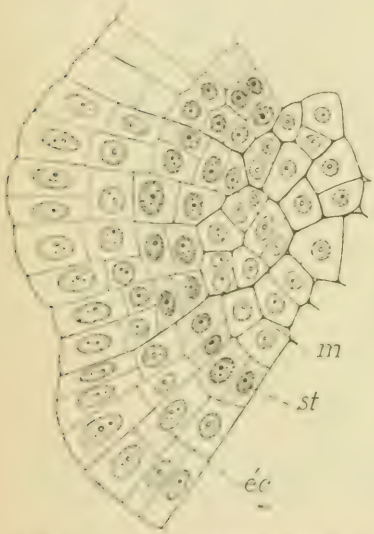


Fig. 5. — Coupe transversale de la région nodale du premier entre-nœud feuillé; mêmes lettres. Dans la région stélique le protoplasma, très dense, est indiqué en grisé. — Gr. : 500.

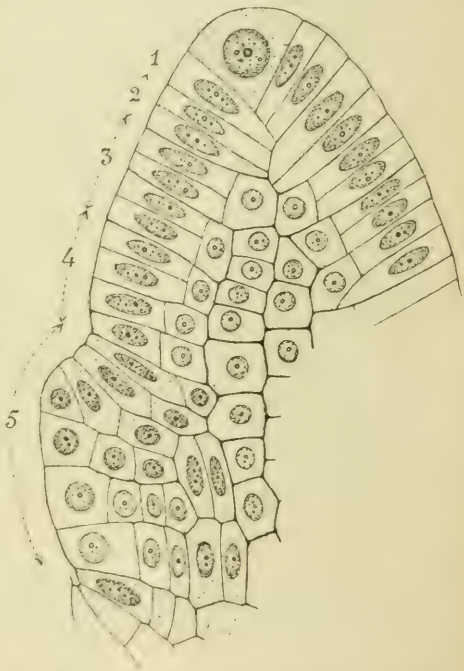


Fig. 6. — Coupe longitudinale du sommet de la tige : 1 à 5, entre-nœuds successifs : à partir du 5e entre-nœud une différence est sensible dans le degré de cyanophilie des noyaux. — Gr. : 400.

dans la région nodale que dans la région internodale. De telle sorte que, si le premier entre-nœud feuillé a 6 assises, ce qui est le cas ordinaire, il y en a 4 pour la région nodale et 2 seulement pour la région internodale (Voir les

figures 6 et 7). La table supérieure du segment s'est, en ce cas, dédoublée à deux reprises et la table inférieure une seule fois.

C'est précisément à cette activité plus grande de leur segmentation que les noyaux de la région nodale doivent leur intense cyanophilie, car c'est là une propriété générale de tous les noyaux jeunes et en voie de multiplication. Rosen, dans ses remarquables travaux sur les méristèmes, a montré qu'il y a là un véritable moyen de discerner les foyers de division cellulaire. La réaction colorée dont nous venons de parler n'est donc qu'une des manifestations de l'activité variable que les cellules apportent à leur travail physiologique, en l'espèce à l'augmentation de leur nombre.

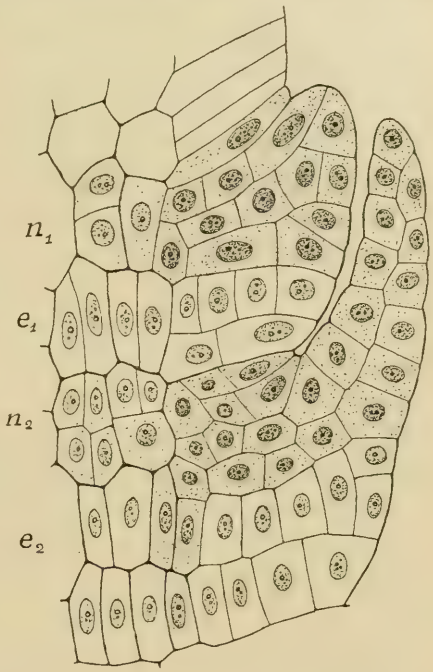


Fig. 7. — Portion de coupe longitudinale comprenant la base du cône terminal et les deux premiers entre-nœuds feuillés ; n_1, région nodale d'un entre-nœud ; e_1, sa région internodale. — Gr. : 500.

Dans la région médullaire les cloisonnements se poursuivent plus paresseusement. Comme le montre la figure 7, la moelle d'un entre-nœud est formée de quatre assises au moment où la région cortico-stélique en comprend déjà six.

Ayant suivi les cloisonnements depuis leur début et possédant dans le pouvoir électif des noyaux un point de repère nouveau, nous rattachons, et très résolument, à un même entre-nœud, à savoir l'inférieur, tout l'ensemble des cellules petites et aplaties qui forme une région nodale.

Or ceci n'était pas démontré.

Janczewski admettait, au contraire, que le groupe de cellules plates était à cheval sur deux entre-nœuds ; la séparation des

entre-nœuds aurait lieu au milieu de ces assises plates, de telle sorte que les unes se rattacheraient à l'entre-nœud qui est au-dessus et les autres à celui qui est au-dessous d'elles. Pourtant il ajoute que cette règle, si tant est qu'il y en ait une, « n'est nullement générale », qu'on voit parfois le contraire et qu'enfin, au surplus, « une limite bien tranchée entre deux articles voisins et une régularité rigoureuse dans le développement de leurs tissus font souvent défaut ».

Nous ne croyons pas du tout à la prétendue irrégularité dont parle le savant polonais. Tout au contraire nous avons observé que les cellules plates supérieures proviennent invariablement du dédoublement de celles qui sont au-dessous d'elles. Les cellules plus hautes de la région internodale située au-dessus, lorsqu'elles se divisent, se partagent en deux cellules de hauteur sensiblement égale, la cloison se formant au milieu, et il n'y a pas adjonction d'une cellule plate aux cellules plates sous-jacentes.

Nous avons insisté sur ce point parce que, premièrement, il indique une régularité plus parfaite que ne le faisaient croire des observations un peu contradictoires et incertaines, et secondement, en établissant la délimitation précise des entre-nœuds successifs, il permettra de déterminer le lieu d'origine des bourgeons.

2° *Cloisonnements longitudinaux.* — Ceux-ci, qui déterminent l'accroissement diamétral de la tige, sont de deux sortes, les uns consistent en la formation de cloisons anticlines ou radiales, les autres en la formation de cloisons périclines ou tangentielles.

Nous avons déjà décrit les premières anticlines : ce sont les cloisons sextantielles.

Les secondes anticlines sont celles qui divisent en deux les sextants. Cette division n'est pas absolument régulière : quelques-uns des sextants restent indivis, de telle sorte que le nombre total des cellules rayonnantes est porté à une dizaine environ, au lieu de douze qu'il y en aurait si chacun des sextants s'était dédoublé.

C'est immédiatement après la formation de ces secondes anticlines que se forment les premières périclines.

Les premières périclines sont au nombre de trois. Elles se forment dans trois des sextants, ou des demi-sextants, c'est-à-dire dans trois des cellules rayonnantes dont il vient d'être question.

Par l'apparition de la cloison péricline le sextant (ou le demi-sextant) est dès lors divisé en deux moitiés très inégales : une petite cellule interne et une grande cellule externe.

Les trois cellules centrales ainsi séparées constituent la moelle primitive ; l'assise unique de cellules périphériques qui les recouvre ne constitue toutefois pas encore la région cortico-stélique, car il s'en séparera d'autres cellules médullaires qui viendront s'ajouter aux trois primitives.

La séparation de trois cellules médullaires primordiales est sans doute un phénomène général. Nous l'avons en tous cas constatée dans tous les sommets étudiés non seulement chez le *palustre* mais aussi chez l'*arvense*.

Dans le cas le plus régulier (Voir fig. 3, coupe V) les trois cellules médullaires se forment dans les sextants non contigus, de telle sorte que chacune d'elles est limitée radialement par une cloison principale et par une cloison sextantielle. Les noyaux des cellules médullaires sont plus petits que ceux des cellules superficielles ; de plus ils sont sphériques, tandis que les autres sont des ellipsoïdes plus ou moins aplatis.

Rees a figuré très nettement les trois cellules médullaires primitives (Voyez ses figures 8, pl. X et 5c, pl. XI).

Sachs pourtant se contente de dire d'une manière assez vague : « Dans les quatre cellules du segment s'opèrent ensuite, sans règle bien fixe, des divisions parallèles aux faces, suivies bientôt de cloisons tangentielles qui séparent le segment en cellules extérieures et intérieures où s'effectuent plus tard de nouvelles segmentations..., les cellules intérieures forment la moelle... »

Strasburger donne une excellente figure (*Prakticum*, fig. 139, *B*) où l'on reconnaît les trois cellules médullaires primitives, mais accompagnées de trois autres qui se sont séparées après elles. Sans cependant faire ressortir qu'il n'y en avait que trois au début, il dit : « De bonnes coupes longitudinales médianes montrent que les cellules centrales du cône

végétatif se distinguent par leurs dimensions et leur aspect particulier. Ce sont les cellules internes primaires qui ont été découpées dans les segments par les premières cloisons périclines. Si on suit leur développement on les voit se multiplier pendant un certain temps, augmentant considérablement de grosseur, s'étendre dans le sens de la longueur et former l'ébauche de la moelle. Nous pouvons en conséquence les considérer comme des cellules de moelle primitive (*Urmark*). » (*Praktikum*, p. 314.

Cette séparation dans la tige de trois cellules médullaires primitives rappelle ce qui se passe dans la racine des mêmes végétaux.

Dans la racine des *Equisetum* il y a, en effet, séparation précoce de trois cellules intérieures qui constituent l'ébauche du cylindre central. Chauveaud, en 1903, a montré le premier que cette séparation est si hâtive qu'elle précède même la division en sextants, au lieu de la suivre, comme le croyaient Nægeli et Leitgeb.

Il y a donc dans la tige, comme dans la racine, séparation précoce de trois cellules centrales. Dans la tige toutefois cette séparation n'a lieu qu'après non seulement la formation mais même le dédoublement radial des sextants, tandis que dans la racine elle les précède. En tenant compte de ces différences il y a une certaine analogie dans la formation de la moelle de la tige et du cylindre central de la racine.

Les trois cellules médullaires primitives ne forment pas la moelle à elles seules. D'autres cellules, découpées de la même façon dans les sextants inutilisés ou dans les éléments provenant du dédoublement radial de ces sextants, viennent s'adjoindre à elles.

Dans le cas le plus simple chacun des trois sextants encore indivis donne une cellule médullaire. Et alors la moelle se compose de six cellules, dont trois primitives et trois autres alternant avec les premières. C'est le cas figuré par Strasburger. Mais une régularité aussi parfaite n'est pas toujours réalisée, tant s'en faut.

Nos coupes V et VI de la figure 3 permettent de se rendre compte de la façon dont de nouvelles cellules, nées des cellules

superficielles, viennent s'adjoindre aux trois premières médullaires. Dans la coupe V, en effet, il n'y a encore que les trois médullaires primitives, mais une des cellules superficielles a son noyau en mitose ; la plaque équatoriale étant placée tangentiellement, il est évident qu'une cloison péricline va se former et qu'elle partagera la grande cellule superficielle en deux moitiés inégales. Il va se former une grande cellule cortico-stélique et une petite cellule intérieure qui va s'ajouter à la moelle.

Dans la coupe VI, qui passe par l'entre-nœud suivant, il s'est déjà ajouté plusieurs cellules médullaires à la moelle primitive.

Par l'adjonction de ces cellules supplémentaires et le recloisonnement de tous ces éléments il se constitue ainsi un groupe de dix à quinze cellules médullaires, cela dès le milieu de la hauteur du cône végétatif.

Le dernier cloisonnement important qui se produit dans le méristème du cône consiste enfin en l'apparition des cloisons périclines qui divisent les cellules superficielles en une cellule corticale et une cellule stélique. Ces cloisonnements par des périclines débutent dans la partie supérieure ou nodale de chaque entre-nœud et ne s'étendent à sa partie inférieure ou internodale que plus tard. C'est ce que montrent les trois coupes successives descendantes *I*, *II* et *III* de la figure 4. Ces trois coupes passent dans le même entre-nœud ; les deux premières, qui passent par la région nodale, montrent un manchon de cellules stéliques, tandis que la troisième, qui passe dans la région internodale, n'en a pas : elles ne sont pas encore séparées, tandis qu'elles le sont plus haut.

On peut, dans le cône terminal, vers son tiers inférieur, c'est-à-dire au niveau de son renflement maximum, reconnaître en coupe transversale les trois régions suivantes :

1° Une assise de cellules allongées radialement, qui représente l'écorce ;

2° Un manchon de cellules stéliques ;

3° Un massif de cellules médullaires.

Bien qu'étant encore à l'état de méristème, les tissus de ces trois régions se distinguent cependant par un ensemble de

particularités : existence de méats, contenu protoplasmique, inégale cyanophilie des noyaux.

Les cellules médullaires, qui sont celles qui se sont séparées les premières, sont aussi celles qui sont le plus nettement différenciées.

Elles se distinguent tout d'abord par l'épaisseur relativement grande de leurs parois et en second lieu par leurs méats intercellulaires. Ces méats commencent de très bonne heure. Les auteurs, en général, reportent à un stade bien postérieur la formation des lacunes de la moelle : c'est qu'ils ont en vue des lacunes assez volumineuses, macroscopiques si j'ose dire. Les méats dont il est ici question sont très petits; ils sont perceptibles dès la base du cône, c'est-à-dire au niveau de la première collerette de feuilles. On les devine parfaitement dans la belle figure classique du *Telmateja* donnée par Sachs. Les premiers méats se forment toujours au centre de la tige, là où viennent se rencontrer les cloisons principales et les cloisons sextantielles (on entend que ce n'est pas un point précis puisque les cloisons sextantielles n'atteignent pas exactement le centre). Ces six cloisons radiales ou pseudo-radiales sont passablement épaisses, et c'est de leur décollement que résultent les premiers méats : peu après il s'en produit de semblables dans toute l'étendue de la moelle. La présence de ces petites lacunes permet de délimiter assez nettement la moelle vis-à-vis de la région stélique, parce que, dans cette dernière, il n'y en a absolument pas en ce moment, les grandes lacunes du protoxylème ne se formant que beaucoup plus tard.

Les cellules médullaires se distinguent en outre par leur vacuité relative. Encore qu'elles ne soient pas très pauvres en protoplasma, elles paraissent cependant vides par rapport aux cellules corticales et surtout par rapport aux cellules stéliques dont le contenu est très dense.

Les cellules médullaires sont enfin caractérisées par leurs noyaux érythrophiles ou tout au moins peu cyanophiles. De bonne heure ces noyaux montrent pour les colorants de la chromatine moins d'affinité que ne le font les noyaux des tissus périphériques. Par notre double coloration brun Bismarck-lichtgrün les noyaux de la moelle se coloraient en un

brun plus verdâtre que celui des noyaux de la région stélique.

Les cellules médullaires se différencient donc, dès la base du cône, par l'épaisseur de leurs membranes, la présence de méats,

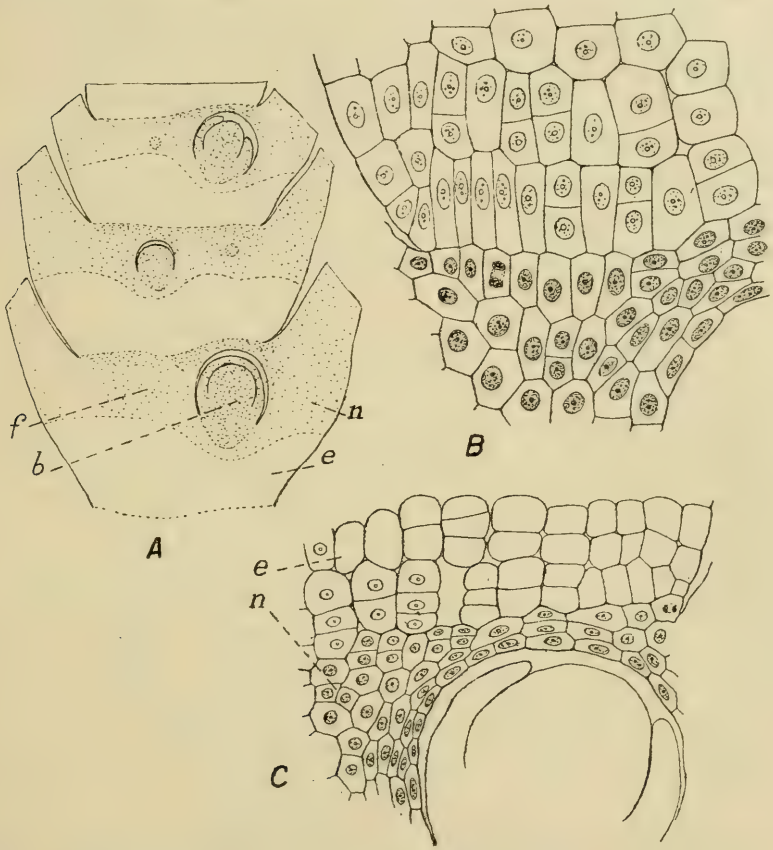


Fig. 8. — Coupes tangentielles passant à travers l'écorce et rencontrant les bourgeons. *A*, vue d'ensemble; *B*, portion de la coupe précédente; les noyaux de la région nodale, plus cyanophiles et plus colorables sont indiqués plus foncés. — Gr. : 400; *C*, autre portion de la coupe A, représentant un entre-nœud plus âgé. — Gr. : 200; *n*, région nodale; *e*, région internodale: *f*, faisceau foliaire ; *b*, bourgeon.

leur pauvreté relative en protoplasma, la médiocre cyanophilie de leurs noyaux.

Les cellules stéliques et corticales ont à un plus haut degré que les médullaires le caractère de tissus embryonnaires ; elles sont en voie de division active, les noyaux en mitose y sont fréquents, le protoplasma est dense et peu vacuolisé; il n'y a pas de méats.

Une différenciation commence à ce moment à se manifester dans les cellules corticales et stéliques, variable selon que l'on considère la région nodale ou bien la région internodale (fig. 8). Dans la région nodale ces cellules ont au plus haut degré le faciès d'un méristème générateur, et plus particulièrement celles de la région stélique ou, comme on dit parfois, procambiale. C'est là que les noyaux possèdent leur cyanophilie la plus vive, que les mitoses sont le plus fréquentes, le protoplasma le plus dense. Dans la région internodale ces caractères s'atténuent. Et c'est ainsi que l'on arrive peu à peu à la différenciation remarquable des tissus de l'entre-nœud décrite dans la première partie de ce chapitre.

II. — ORIGINE ET DIFFÉRENCIATION DU FAISCEAU

Nos recherches sur le faisceau se rapportent seulement aux tout premiers stades de son développement. Nous y joindrons quelques observations d'histologie relatives à la structure des tubes criblés et des vaisseaux annelés.

Les éléments qui constitueront les faisceaux (région stélique ou procambiale) commencent à se séparer des cellules corticales dans la partie supérieure de l'entre-nœud ou région nodale. Leur dédoublement et la différenciation du tissu qui en résulte commencent dans la région nodale. Le même processus se produit ensuite dans la région internodale et s'y poursuit de haut en bas.

Il se forme ainsi autour de la moelle un manchon de tissu procambial, à cellules petites, à parois minces, sans méats, riches en protoplasma, à noyaux denses et fortement cyanophiles.

De très bonne heure, à savoir dès le deuxième ou le troisième entre-nœud muni de feuilles, on peut reconnaître dans ce manchon procambial les ébauches des futurs faisceaux à leurs cellules plus petites, à contenu particulièrement dense, qui sont nettement ordonnées en files radiales convergeant vers un centre situé au bord de l'anneau de tissu procambial.

Les plus jeunes faisceaux reconnaissables comme tels sont formés de deux ou trois de ces files radiales ; bientôt, ces files se

dédoublant, le faisceau, beaucoup plus apparent d'ailleurs se trouve formé de quatre à six files radiales.

Du côté de l'écorce le tissu procambial est très nettement

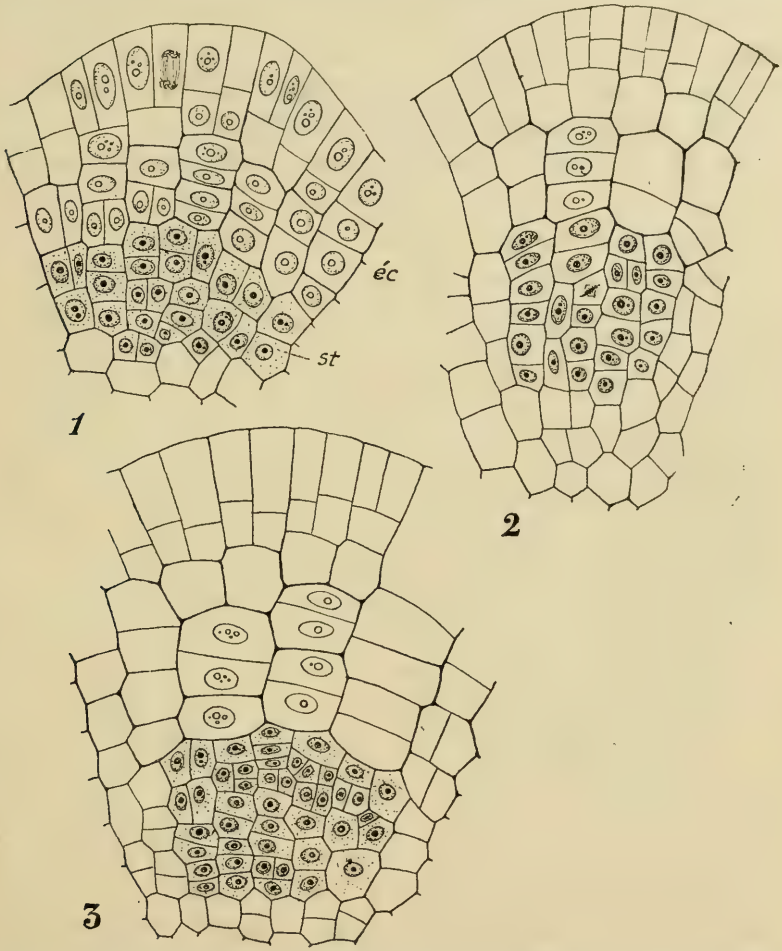


Fig. 9. — Coupes transversales de la tige, représentant trois stades de la formation du faisceau ; *éc*, écorce, dont l'épiderme n'est pas encore séparé ; *st*, région stélique à protoplasma dense et noyaux très chromatiques. — Gr. : 400.

délimité grâce à la petitesse de ses éléments. Les files de cellules corticales se dédoublent en effet moins fréquemment que celles de la zone procambiale, de sorte que leur différence de grandeur, de largeur surtout, va sans cesse en s'accentuant. Les trois stades que nous avons figurés permettent de suivre cette évolution (Voir fig. 9). En outre, les cellules corticales commencent dès ce

stade à laisser entre elles des méats, extrêmement petits il est vrai ; ils débutent dans la partie moyenne de l'écorce.

C'est ordinairement dans le troisième entre-nœud muni de feuilles, comme l'a justement dit Quéva, qui se forment les premiers tubes criblés.

L'apparition des éléments libériens permet de reconnaître le péricycle ; il est simple ou bien çà et là dédoublé.

Les premiers tubes criblés sont reconnaissables au moment

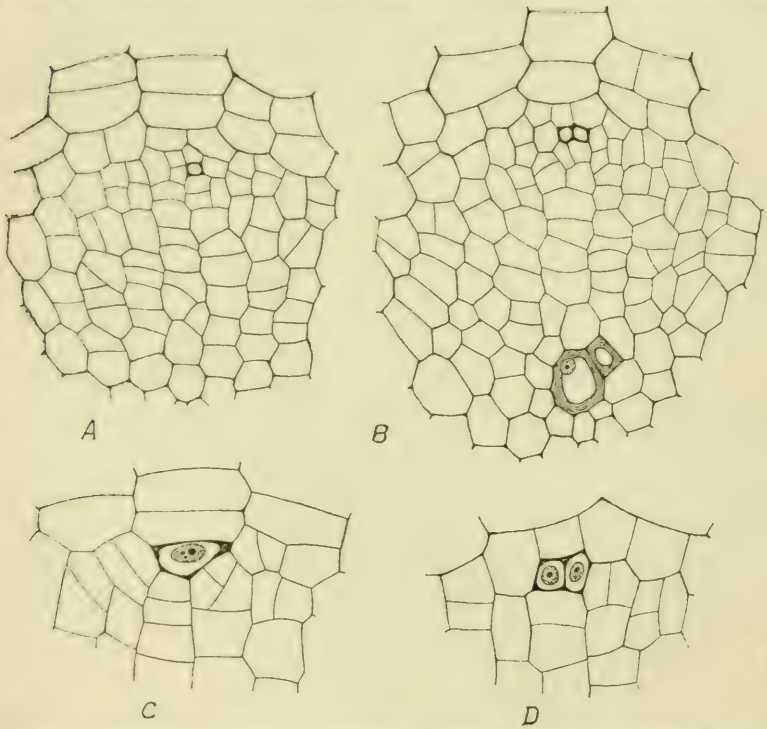


Fig. 10. — Coupes transversales du faisceau : formation du protophloème et du protoxylème. A et B sont grossis 400 fois ; C et D sont grossis 700 fois : on remarque l'épaississement angulaire de la paroi des tubes criblés.

de leur apparition par l'aspect particulier de leur membrane qui permet de les discerner même sur les coupes transversales.

On sait en effet, depuis les travaux du regretté Jules Léger et de Chauveaud, que cette membrane est épaisse, d'un blanc nacré, et paraît comme gonflée ; elle est fortement colorable par les réactifs de la cellulose et surtout par le rouge Congo. Cela constitue le stade de la « différenciation maximum » de

CHAUVEAUD, ou de la « différenciation nacrée » de LÉGER.

En plus de ces propriétés, qui existent dans le liber d'une foule de plantes et qui d'ailleurs ont été très minutieusement décrites, il y en a encore une qui est plus spéciale et vraiment curieuse.

Cette particularité, qui a été signalée par CHAUVEAUD, consiste en ce que l'épaississement de la paroi, n'est point uniforme, mais est plus marquée sur les arêtes de la cellule, c'est-à-dire en coupe sur ses angles. A ce stade le tube criblé se présente en coupe transversale comme un quadrilatère dont les côtés sont un peu plus épaissis que ceux des éléments voisins et dont les angles sont renforcés ; la paroi, plus épaissie sur les angles, fait même parfois vers l'intérieur une petite saillie arrondie (Voir fig. 10).

Ce mode d'épaississement angulaire de la paroi des tubes criblés au moment de leur différenciation nacrée n'existe pas seulement dans les faisceaux caulinaires. On peut le constater aussi dans les faisceaux foliaires. On peut le voir très bien dans les faisceaux foliaires que l'on rencontre dans leur trajet intra-cortical en faisant une coupe tangentielle de la tige (Voir fig. 11).

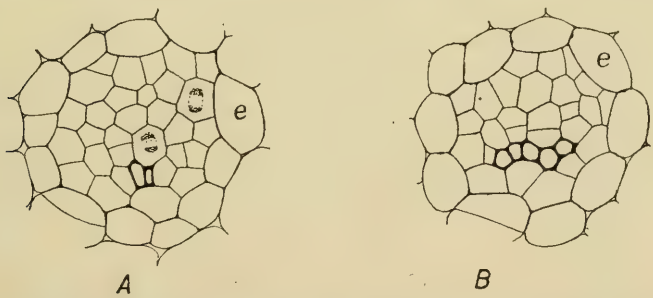


Fig. 11. — Faisceaux foliaires rencontrés dans leur trajet intra-cortical. Les tubes criblés sont au stade de la différenciation nacrée, on remarque leur épaississement angulaire ; *e*, endoderme. — Gr. : 500.

Dans l'un de ceux que nous avons représentés on aperçoit deux tubes criblés ; dans l'autre, qui est un peu plus différencié, on voit un groupe de cinq tubes criblés contigus, tous situés en bordure du péricycle.

Enfin l'épaississement angulaire existe également dans le liber de la racine. Notre figure 12 montre dans une jeune racine

six tubes criblés, disposés par groupes de deux d'une façon symétrique par rapport aux cellules de l'endoderme, ainsi d'ailleurs que l'a très bien décrit Chauveaud. (Comparez notre dessin avec ses figures 54 pl. VII et 59, pl. VIII.) La paroi de ces tubes criblés est épaisse, nacrée et renforcée sur les angles ; le noyau n'a pas été figuré, mais il était encore visible.

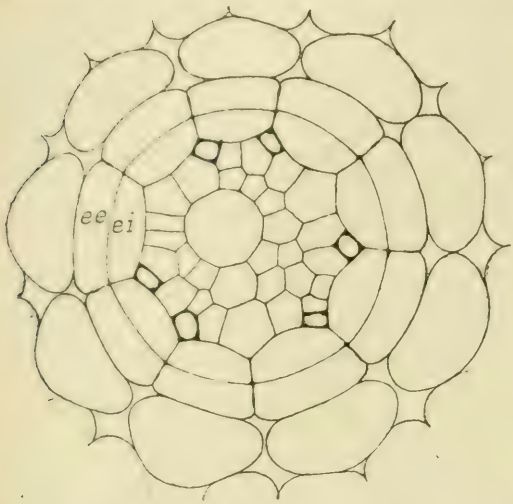


Fig. 12. — *Equisetum hiemale.* — Cylindre central d'une jeune racine : épaississement angulaire des tubes criblés ; *e.i*, assise interne de l'endoderme dédoublé ; *e.e*, son assise externe plissée. — Gr. : 500.

J'ai recherché et constaté cet épaississement angulaire non seulement chez l'*Equisetum palustre*, mais aussi chez l'*arvense*, le *maximum*, le *variegatum*, le *silvaticum*, le *limosum* et le *hiemale*. Il existe vraisemblement dans toutes les espèces d'*Equisetum*.

Encore que très minimes, ces détails ne sont pas inutiles, car sur les coupes transversales il est toujours difficile de reconnaître les tubes criblés avec certitude ; or ce sont des éléments importants et dont le lieu d'apparition est nettement défini.

Les premiers tubes criblés se forment toujours dans une des files radiales qui occupent le milieu du faisceau (Voir fig. 10).

Ils peuvent naître d'une cellule procambiale formée depuis longtemps, mais, ainsi que l'a reconnu Léger, cela est exceptionnel. Plus habituellement les tubes criblés se différencient dans une cellule procambiale qui vient de se recloisonner. Cette cellule procambiale est directement contiguë au péricycle. Les deux cellules jumelles qui proviennent de son recloisonnement peuvent toutes deux se transformer en tubes criblés. De plus toutes les cellules procambiales avoisinantes sont aussi capables

de se différencier de la même manière ; en sorte qu'on voit dans les faisceaux un peu plus âgés le protophloème constitué par un groupe compact d'éléments criblés en contact immédiat ; ils bordent le péricycle comme ceux du petit faisceau foliaire figuré plus haut, ou bien ils sont situés les uns en avant des autres. C'est pourquoi nous ne croyons pas qu'il puisse être question ici de cellules compagnes analogues à celles des Phanérogames. On sait que CHAUVEAUD admet qu'il y en a réellement dans le liber de la racine.

Les tubes criblés des *Equisetum* possèdent des plages amincies sur les parois latérales. Ces plages sont nombreuses, allongées comme des bandes horizontales, elles couvrent une partie assez grande de la paroi. Les pores doivent être extrêmement fins ; cependant leur existence n'est guère douteuse. La minceur de la membrane en ces plages explique l'aspect particulier de la paroi en coupe transversale.

Dans les tubes criblés jeunes on peut observer de beaux noyaux, très allongés, presque filiformes (Voir fig. 13).

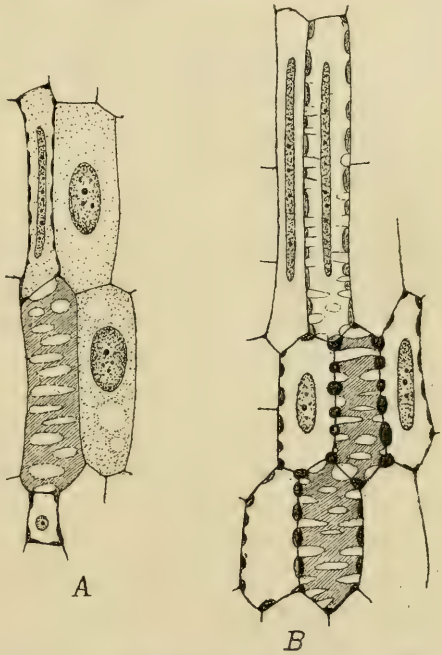


Fig. 13. — Différenciation du liber. A, tubes criblés très jeunes ; l'un d'eux est entier et vu par dehors ; B, tubes criblés plus âgés à paroi fortement épaissie ; le noyau existe encore dans toutes les cellules, il a été supprimé dans quelques-unes pour la clarté du dessin. — Gr. : 750.

Les premiers vaisseaux, ne se différenciant qu'un peu après les tubes criblés, n'apparaissent guère que dans le quatrième entre-nœud feuillé. Cependant il n'est pas rare que l'on en trouve dans le troisième.

La différenciation des premiers vaisseaux est donc plus

tardive que celle des premiers tubes criblés ; elle en est tout au plus contemporaine : elle n'est jamais plus hâtive. Nos observations sur ce point confirment celles de Russow et de Quéva et contredisent celles de Léger. Ce dernier auteur prétend en effet que, dans la tige de l'*Equisetum arvense*, « la différenciation nacrée est ordinairement un peu postérieure à celle du bois ; plus rarement elle en est contemporaine ».

Le pôle ligneux débute soit par un seul vaisseau annelé, soit par deux vaisseaux contigus qui naissent en face des premiers tubes criblés, et le plus ordinairement dans la même file radiale.

La cellule procambiale qui va devenir un vaisseau ne se distingue point en général par des dimensions exceptionnelles ; à cet égard elle diffère des cellules du métaxylème qui, dès leur apparition, sont ordinairement si volumineuses qu'elles sont reconnaissables d'emblée.

Dans l'entre-nœud les premiers vaisseaux sont toujours allongés et annelés. Dans le nœud, dans la région où les faisceaux s'anastomosent pour reformer de nouveaux troncs, on trouve en outre des vaisseaux courts qui ont des épaississements réticulés ; toutes les transitions sont observables entre ces vaisseaux réticulés et les vaisseaux annelés.

A partir du quatrième entre-nœud feuillé on trouve des vaisseaux à tous les stades de développement et sur lesquels on peut suivre la formation des anneaux (fig. 14).

La membrane est pecto-cellulosique ; elle demeure toujours très mince. Les anneaux qu'elle porte sont rétrécis suivant leur bord externe fixé. Leur lignification n'est jamais complète, la ligne d'attache demeurant indéfiniment cellulosique ; en outre l'anneau est bordé en dedans par une mince couche non lignifiée. Le développement des anneaux d'une même cellule se fait toujours d'une manière synchronique.

Lorsque la différenciation ne fait que commencer (comme c'est le cas du vaisseau d'en haut de la figure 14, A) le noyau ne se distingue par rien de particulier. Il est alors dense, riche en chromatine, fortement colorable, ovoïde, allongé comme la cellule elle-même, à contours régulièrement arrondis et très nettement délimités par la membrane nucléaire.

Mais dans les vaisseaux un peu plus avancés le noyau a perdu cet aspect.

Il est alors moins dense, plus hyalin, pauvre en chromatine,

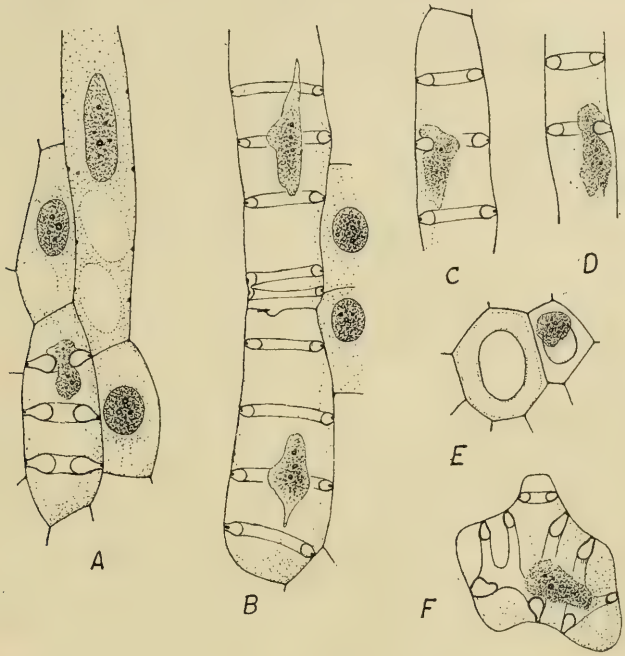


Fig. 14. — Vaisseaux annelés et leurs noyaux. A, en haut, un vaisseau très peu différencié dont les anneaux sont indiqués par un simple point; en bas, un vaisseau plus différencié où le noyau est pris dans un anneau; B à E, divers exemples de déformation du noyau; F, vaisseau réticulé. — Gr. : 700.

peu colorable et même érythrophile, comme le protoplasma lui-même. Ses contours sont moins nets. De plus, au lieu d'être régulièrement arrondi, il a une forme irrégulière : il présente des protubérances, des pointes mousses, voire même des extrémités effilées ; parfois il est rétréci en son milieu.

Sa position dans la cellule est très variable. Parfois il est éloigné des parois, encore qu'il ne soit possible de l'affirmer que sur des coupes transversales; le plus souvent il est pariétal et se trouve en contact avec un des anneaux. On peut le voir ainsi déborder un anneau par-dessus et par-dessous et l'embrasser étroitement. Une préparation particulièrement curieuse (fig. 14, A) laissait voir le noyau engagé dans un anneau dont le calibre eût été trop petit pour le laisser passer s'il avait eu

une forme régulièrement ovoïde : le noyau était étranglé en son milieu, en face de l'anneau, comme s'il avait dû se comprimer pour passer au travers d'un pertuis trop étroit. Ce vaisseau, bien que presque entièrement différencié, était situé dans le sixième entre-nœud feuillé seulement, c'est-à-dire dans une région encore très jeune ; aussi il possédait un protoplasma encore assez abondant et un noyau relativement chromatique.

Si on poursuit l'observation du noyau sur des vaisseaux plus âgés, vers le huitième ou le neuvième entre-nœud feuillé, on remarque qu'il devient de plus en plus hyalin, presque transparent, à peine colorable, non vacuolisé cependant. Il se réduit de plus en plus et finit par disparaître.

Évidemment le noyau, dans cette dernière phase, est en pleine résorption.

La résorption a peut-être déjà commencé avec l'édification des anneaux. Il est parfaitement possible que l'aspect particulier que prend le noyau à ce moment résulte simplement de sa dégénérescence, car les déformations, il ne faut pas l'oublier, sont fréquentes chez les noyaux qui se résorbent.

Cependant il ne serait pas impossible non plus que les déformations soient dues à un état amiboïde et trahissent des mouvements de reptation.

Le fait que le noyau est si fréquemment accolé aux anneaux suggère l'idée qu'il se déplace, qu'il va sans cesse d'un anneau à l'autre et qu'il joue un rôle directeur dans leur édification. Son passage répété en face de tous les anneaux d'une même cellule expliquerait même d'une manière très simple le synchronisme de leur développement.

Or on connaît des faits analogues. Haberlandt a montré que lorsqu'une membrane s'accroît d'une manière particulièrement active en l'un de ses points, le noyau se porte en ce point et y demeure tant que se fait l'accroissement. C'est ainsi que dans l'épiderme de l'*Aloe verrucosa*, où il se forme sur la paroi interne un épaississement en coussinet, le noyau est accolé au coussinet en formation et reste dans cette position jusqu'à la fin de l'épaississement ; après quoi, le plus souvent, on le voit se retirer. On observe à peu près la même chose dans les cellules épidermiques épaissies du tégument séminal de *Scopolina atro-*

noides. Dans les cellules sécrétrices, VAN TIEGHEM, Mlle LEBLOIS, BRIQUET ont reconnu que le gonflement de la membrane et sa gélification commencent toujours à l'endroit près duquel le noyau avait déjà pris place. Ce sont là des exemples des rapports, mal définis sans doute mais certains, qui lient le noyau au développement de la membrane (1).

Supposer que le noyau est animé de mouvements propres et qu'il peut se déplacer pour présider à la formation des anneaux est donc une hypothèse plausible ; nous considérons d'ailleurs bien volontiers qu'elle gagnerait à être étayée sur des observations plus précises.

Pendant les premiers stades de la formation du protoxylème le faisceau est absolument dépourvu de lacune. Du reste pour la formation de la lacune carénale qui n'a lieu que beaucoup plus tard, pour celle du métaxylème et pour tout le reste du développement du faisceau, je ne rapporterai même pas mes observations, n'ayant rien de nouveau à ajouter à ce qu'en ont dit les anatomistes précédents et plus particulièrement RUSSOW, POIRAULT et QUÉVA.

III. — BOURGEONS LATÉRAUX.

Les bourgeons latéraux se forment dans la région nodale.

Dans le premier entre-nœud feuillé la région nodale, comme il a été dit plus haut, se compose de quatre assises. C'est de la deuxième de ces assises que procèdent les bourgeons. La première assise se dédoublera et formera toute la partie du nœud située au-dessus des bourgeons ; la troisième et la quatrième donnent les tissus de la feuille (Voir fig. 15).

Si on effectue des coupes transversales dans la région nodale du premier entre-nœud feuillé, on remarque en face de chaque sillon caulinaire un groupe de cellules superficielles (il n'y a pas encore d'épiderme) d'aspect un peu particulier. Ces cellules, au nombre de deux à quatre, sont allongées radialement ; elles ont la forme générale d'un trapèze plus haut que large, et dont

(1) Voir l'excellent résumé de GAUCHER, *Étude générale de la membrane cellulaire chez les végétaux* ; Paris 1904 ; page 57 : Le noyau et l'accroissement de la membrane.

la base est externe : elles sont surtout remarquables par leur protoplasma abondant et leur noyau gros et colorable. A droite

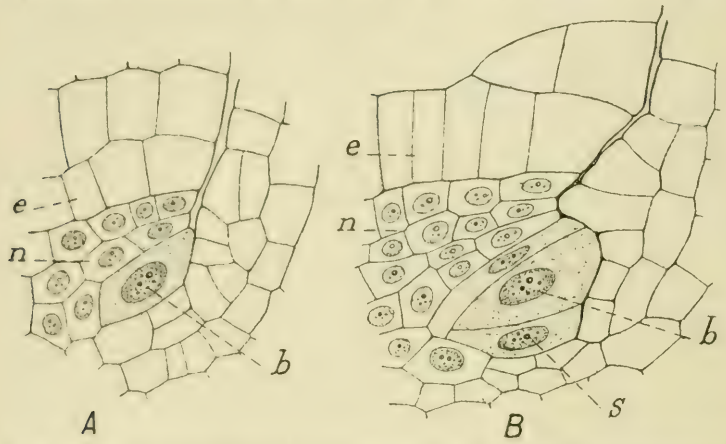


Fig. 15. — Formation des bourgeons. A, coupe longitudinale passant par le deuxième entre-nœud feuillé ; B, coupe passant par le troisième entre-nœud ; *e*, tissu de l'entre-nœud ; *n*, tissu du nœud ; *b*, cellule gemmaire ; *s*, premiers segments. — Gr. : 500.

et à gauche, ces cellules privilégiées sont flanquées de cellules également allongées, mais plus étroites ; en dedans d'elles se trouvent des éléments plus petits formant l'ébauche du futur pédicelle vasculaire du bourgeon (Voir fig. 16).

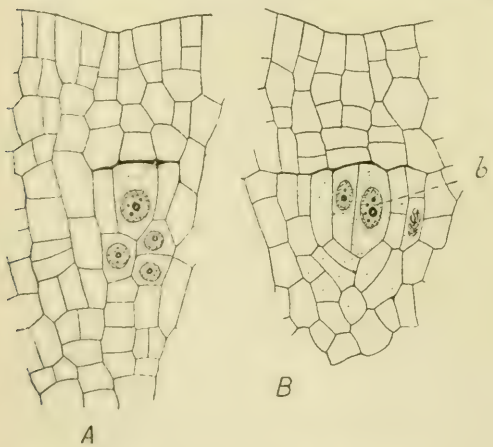


Fig. 16. — Formation des bourgeons : coupes transversales de la tige. — Gr. : 400.

En raison de leur situation au niveau précis où se sépare la gaine foliaire, il est difficile de voir sur une coupe transversale que ces cellules sont superficielles. Le meilleur indice est la subérisation de leur paroi extérieure, et c'est un caractère d'autant plus sûr que les autres parois sont purement cellulosiques. On se rend compte ainsi que les cellules en question bordent une fente qui n'existe qu'en face des sillons ;

à droite et à gauche le tissu est plein, la séparation des feuilles en face des côtes ne se se produisant que plus haut.

L'une des cellules précédentes deviendra génératrice du bourgeon. On voit en effet bientôt l'une d'elles, ordinairement la médiane, l'emporter sur les autres par sa grosseur. Cette cellule gemmaire n'est pas tétraédrique : ce n'est donc pas encore la cellule apicale. En section longitudinale elle est aplatie, lenticulaire et à face libre étroite ; en section transversale c'est un trapèze à base externe.

Ensuite la cellule gemmaire grossit surtout dans sa partie antérieure, ce qui agrandit beaucoup sa face libre. C'est seulement alors que s'y forment les trois cloisons obliques qui séparent la cellule apicale tétraédrique. Ces trois cloisons transforment la cellule gemmaire en une ébauche de bourgeon composé de la cellule initiale et des trois premiers segments.

Les tissus de la tige entourant le bourgeon en suivent la

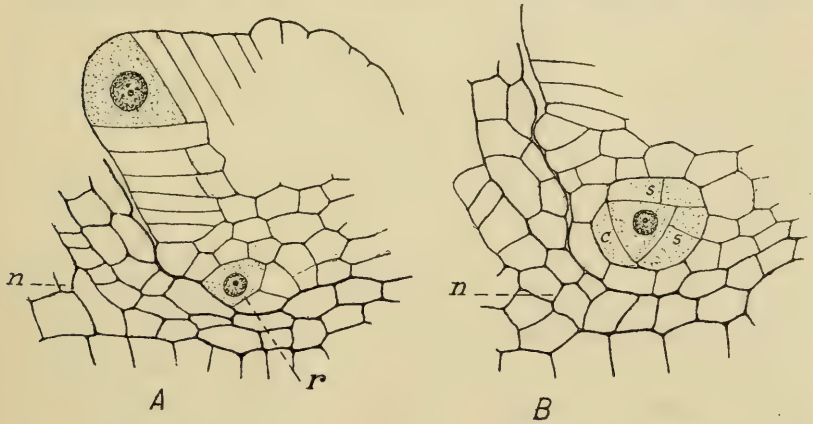


Fig. 17. — Bourgeons. A, section longitudinale axile d'un jeune bourgeon : *r*, cellule rhizogène primordiale ; B, partie basilaire d'un bourgeon plus avancé ; la cellule rhizogène, séparée de la surface par une assise, est cloisonnée ; *c*, coiffe ; *s*, segments latéraux déjà divisés par la cloison médio-corticale ; *n*, tissus de la région nodale. — Gr. : 400.

croissance et se modèlent sur lui ; il en résulte à la base de la gaine foliaire une sorte de niche où le bourgeon se loge exactement. On peut suivre les contours de cette cavité par la subérisation de l'assise superficielle et se rendre compte qu'elle communique avec l'extérieur par une fente située dans le plan médian du bourgeon.

Sur les coupes obtenues après inclusion dans la paraffine on observe constamment un vide plus ou moins spacieux entre le bourgeon et les tissus de la tige. Nous l'avons scrupuleusement représenté (Voyez particulièrement les figures 8, A et C, et 19, B), d'abord pour respecter l'aspect des préparations et aussi parce qu'il rend plus évidentes les relations des organes. Mais ce n'est là qu'un accident dû au retrait des tissus, ainsi qu'il est facile de s'en convaincre par des coupes sur le frais.

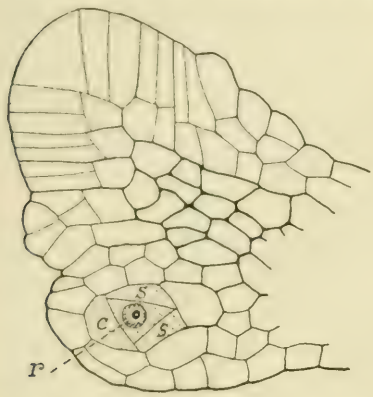


Fig. 18. — Bourgeon, coupe longitudinale axile. La cellule rhizogène a produit un segment de coiffe *c*, et deux segments cortico-stéliques, *s* ; elle est recouverte par une assise de cellules. — Gr. : 400.

Constitué comme il vient d'être dit, le jeune bourgeon s'accroît à la façon d'une tige ordinaire et s'élève en cône régulier un peu recourbé en haut et en dedans. Sa première collerette de feuilles, au lieu de s'allonger comme le font les suivantes, reste très courte, réduite à un bourrelet circulaire, et c'est à sa base que se forme la racine.

La première indication de la racine peut être discernée dès que cette collerette est formée, à un moment où le bourgeon est encore réduit à son cône terminal. Juste au-dessous et immédiatement en arrière du bourrelet que forme la première gaine on remarque une assez grosse cellule superficielle (Voir fig. 17, A).

Cette cellule, que nous pouvons appeler la cellule rhizogène primordiale n'a point la forme tétraédrique caractéristique des initiales des Équisétacées. Elle va, au surplus, encore se cloisonner et ne donnera que plus tard, secondairement, la cellule apicale de la racine.

En effet, si on considère des bourgeons un peu plus âgés, on discerne aisément la cellule mère apicale, de forme tétraédrique, et elle n'est jamais superficielle.

On peut reconnaître que cette cellule est bien un tétraèdre

à ce qu'elle affecte en section la forme d'un triangle, et cela quel que soit le sens des coupes.

Ces coupes peuvent être utilement faites dans trois directions : transversale, longitudinale radiale, longitudinale tangentielle. Elles ne montrent pas seulement que la cellule rhizogène est

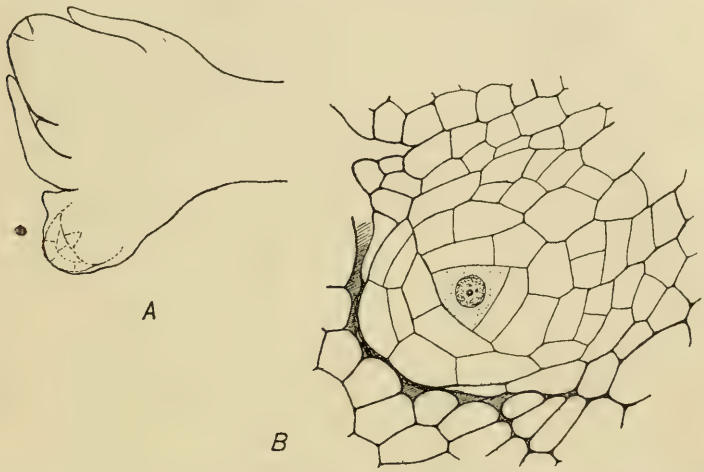


Fig. 19. — Bourgeon beaucoup plus âgé que les précédents. A est grossi 100 fois, B est grossi 400 fois.

un tétraèdre, mais aussi que sur ses quatre faces ce tétraèdre est en contact avec des cellules aplaties qui résultent visiblement de sa division : ce sont latéralement les trois premiers segments cortico-stéliques et extérieurement la première calotte de coiffe. Or tout cet ensemble est recouvert par au moins une assise.

Par exemple, dans la coupe longitudinale axile de la figure 18, on distingue la cellule mère avec deux segments cortico-stéliques et un segment de coiffe, le tout formant l'ébauche de la racine, et en dehors de ceci, le recouvrant, une assise cellulaire, simple, sauf en un point où elle est dédoublée.

Dans la coupe transversale (figure 20,3) on aperçoit la racine un peu plus profondément située et recouverte par deux assises.

Enfin les coupes tangentielles, comme celles de la figure 21, montrent également la cellule entourée de ses premiers segments, et au-dessous de cette ébauche de racine une ou deux assises qui la séparent des tissus de la tige mère.

La coiffe est donc toujours recouverte d'une assise qu'il convient de ne pas confondre avec elle. En effet, parmi les cellules appartenant à cette assise, il en est certaines qui se sont bien séparées de la cellule rhizogène, mais c'est avant que cette

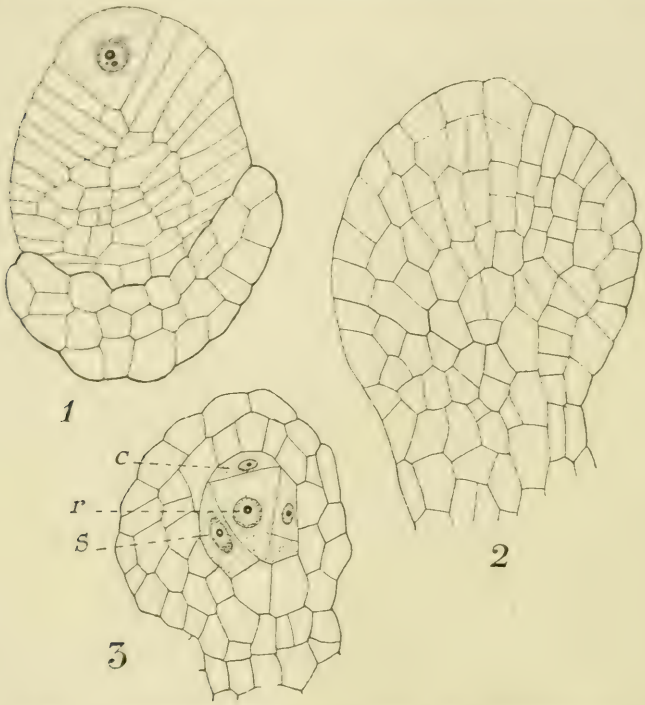


Fig. 20. — Trois coupes obliquement transversales d'un même bourgeon, obtenues par une section transversale de la tige. La coupe *1* passe par le sommet du bourgeon, la coupe *2* par son milieu, la coupe *3* par sa base et rencontre la racine ; *c*, coiffe ; *s*, segments latéraux, dont l'un, celui de droite, est déjà divisé par la cloison médiocorticale. — Gr. : 400.

cellule se fût individualisée, spécialisée, si on peut dire, et il en est d'autres qui n'en proviennent pas. Et c'est à cause de cela, c'est précisément parce que toutes ces cellules ne dérivent pas d'une initiale commune qu'elles ne sont pas ordonnées d'une manière régulière, comme le sont les segments de la coiffe.

Si on effectue des coupes tangentielles successives d'un même bourgeon, on remarquera immédiatement en dedans de la cellule rhizogène une cellule tabulaire volumineuse. Cette grosse cellule est le raccord entre la racine et l'axe du bourgeon.

Une fois constituée comme il vient d'être dit, la cellule mère de la racine se divise selon le mode ordinaire.

De ce qui précède se dégagent donc deux faits principaux :

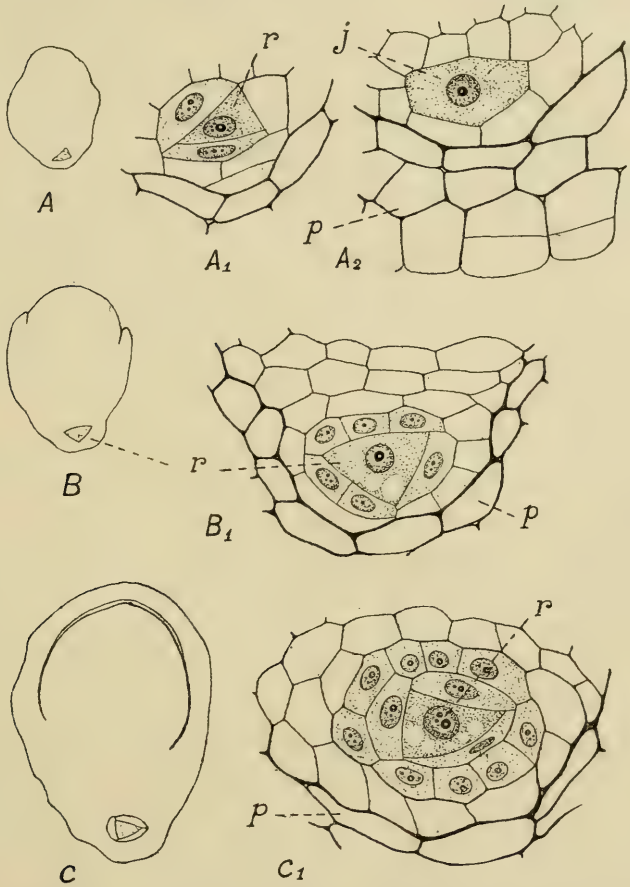


Fig. 21. — Bourgeons : coupes tangentielles. A_1, portion grossie de A, montrant la cellule rhizogène *r* ; A_2, coupe immédiatement en dedans de la précédente et passant par la cellule de jonction *j* ; B, B_1 et C, C_1, deux autres bourgeons un peu plus âgés : *p*, parenchyme cortical de la tige à parois dont l'épaisseur a été schématiquement exagérée. — Gr. des dessins d'ensemble : 150 ; des détails : 500.

1° nous rattachons le bourgeon à l'entre-nœud situé au-dessous de lui ; 2° nous regardons la racine gemmaire comme exogène, mais indirectement.

Notre opinion sur le lieu d'origine des bourgeons est basée sur le développement de la région nodale. Nous avons montré en effet que cette région fait partie de l'entre-nœud inférieur

et qu'elle en fait partie tout entière. Les bourgeons y prenant naissance procèdent donc de l'article de tige (ou entre-nœud, *sensu lato*) sous-jacent. La figure 1, Pl. I de Janckzewski, qui indique le contraire, doit en conséquence être tenue pour erronée.

Une remarque de simple morphologie pouvait, au moins jusqu'à un certain point, car elle n'a rien de décisif, faire prévoir la conclusion à laquelle nous conduit l'anatomie.

Voici cette remarque, qui est due à Janckzewski. On sait que le nombre des sillons varie parfois le long d'une même tige. Le savant polonais a recherché quel est le nombre des bourgeons au niveau où celui des sillons change. Et il a trouvé que le nombre des bourgeons à ce niveau est égal *à celui des sillons de l'article inférieur*. C'est toujours l'article inférieur qui le détermine : ce n'est pas le supérieur.

En résumé, l'étude du développement est d'accord avec la morphologie pour nous apprendre que les bourgeons latéraux se forment, non point dans la base d'un entre-nœud, mais au sommet d'un entre-nœud, et toujours d'une façon symétrique par rapport aux sillons, aux feuilles, etc., de cet entre-nœud.

Pour ce qui est de l'origine endogène ou bien exogène des racines gemmaires, les avis sont tout aussi partagés que pour la question précédente.

Janckzewski, qui le premier a étudié les bourgeons avec un grand soin, plus tard Strasburger, ont décrit la racine comme endogène. Ces auteurs ont figuré son initiale au-dessous de la surface, dans ce que l'on appellerait l'assise sous-épidermique si l'assise superficielle pouvait être regardée comme un épiderme.

Mais, en opposition avec ce résultat, Van Tieghem et Douliot, dans leur grand mémoire de 1888, ont établi que la racine est « exogène par rapport au bourgeon ». Ils ont précisément choisi comme exemple l'espèce que nous étudions, l'*Equisetum palustre*. Dans leur figure 580 (*Ann. sc. nat.* 7e série, VIII, pl. 40), qui représente une section longitudinale de la tige, on aperçoit « à droite et en haut, une cellule mère de bourgeon encore simple et deux nœuds plus bas une pareille cellule mère cloisonnée, ayant formé la cellule mère de la racine gem-

maire ». A notre avis, la cellule qu'ils indiquent, n'étant pas tétraédrique, ne peut être qu'une cellule primordiale comme celle que nous avons décrite, et si cette cellule, qui est superficielle, doit vraiment former une racine, elle devra, croyons-nous, auparavant se diviser en deux cellules, dont une, externe, formera l'assise du recouvrement.

En résumé, comme l'avaient justement dit Van Tieghem et Douliot, une cellule superficielle remarquable peut être considérée comme étant le début de la racine gemmaire. Mais cette cellule superficielle rhizogène primordiale avant de fonctionner comme initiale se cloisonne, sépare extérieurement une cellule, s'enfonce par conséquent. A partir de ce moment seulement il s'y forme les cloisons qui limiteront un tétraèdre et des segments.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. En reprenant l'étude détaillée de la croissance terminale de la tige nous en avons précisé ou rectifié quelques points.

Nous avons vu que les premiers cloisonnements s'effectuent avec une régularité qui exclut l'idée d'interruptions périodiques dont des considérations théoriques avaient fait admettre la nécessité. Nous avons confirmé la notion déjà ancienne d'après laquelle chaque série de trois segments est formatrice d'un article.

Nous avons montré que la croissance est plus active dans le nœud que dans l'entre-nœud. L'activité de la segmentation a été mise en évidence par des colorations électives : la cyanophilie plus grande des noyaux dans les tissus du nœud que dans ceux de l'entre-nœud nous a permis de distinguer ces deux régions. Et c'est ainsi que nous avons pu reconnaître avec précision la limite des entre-nœuds successifs par une méthode toute biologique.

Nous avons fait voir que la moelle, au début, est formée par trois cellules seulement. Elle croît ensuite à la fois par le recloisonnement de ces trois cellules primitives, mais aussi par l'adjonction de cellules découpées dans les cellules superficielles.

L'étude cytologique de cette moelle, l'érythrophilie relative de ses noyaux, la présence de méats, nous ont permis de la délimiter vis-à-vis de la région stélique et de la suivre dans son développement ultérieur.

2. Nous avons décrit l'origine du faisceau et de ses pôles libérien et ligneux. Nous nous sommes appesanti sur l'épaississement de la paroi des tubes criblés et son renforcement angulaire qui avaient été signalés brièvement par Chauveaud dans la racine.

Nous avons suivi la formation des anneaux lignifiés des vaisseaux, et insisté sur des déformations concomitantes du noyau, déformations qui sont dues peut-être à des mouvements propres, mais peut-être aussi tout simplement à sa dégénérescence.

3. L'histoire des bourgeons latéraux présentait quelques obscurités.

Tout d'abord le niveau même de leur formation restait douteux. On ne savait trop si on devait les rattacher à l'entre-nœud qui est au-dessus d'eux ou bien à celui qui est au-dessous, ou bien même si, comme l'avait insinué Janckzewski, ils ne pourraient point appartenir indifféremment tantôt à l'un, tantôt à l'autre. Nous basant sur les délimitations plus précises que la cytologie nous avait apprises, nous nous sommes rendu compte qu'ils se rattachent toujours à l'entre-nœud inférieur.

En second lieu l'origine des racines gemmaires n'était pas parfaitement connue.

D'après nos observations la cellule rhizogène dérive d'une cellule superficielle. Mais ce n'est qu'après s'être séparée de la surface par une assise au moins qu'elle devient initiale et découpe des segments. La racine gemmaire, par conséquent, ne dérive qu'indirectement de la surface du bourgeon, ce qui concilie dans une certaine mesure les opinions contradictoires émises à ce sujet par des savants éminents.

En terminant, et ceci n'a pas le prétention d'être une conclusion mais une simple remarque, disons que la tige des Prêles offre, dans les plus minimes détails de son organisation et de son développement, une régularité plus grande encore que

nous ne le pensions et qui est vraiment bien digne de sa géométrique symétrie.

Les recherches que je viens d'exposer remontent à plusieurs années, car je les avais entreprises à l'instigation de mon savant et regretté maître P. Lachmann. Qu'il me soit permis de remercier M. le professeur Mirande, son distingué successeur, de l'intérêt qu'il a bien voulu prendre à ce travail et de l'affectueuse insistance avec laquelle il m'a pressé de n'en pas différer plus longtemps la publication.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Cramer, Längenwachsthum und Gewebebildung bei Equisetum. *Pflanz. Unt.* t. III, 1855.

Rees, Entwickelung der Stammspitze von Equisetum. *Jahrb. für wiss. Bot.*, t. VI, 1867.

Russow, Vergleich. Untersuch. über den Leitbündel kryptogamen. *Acad. imp. des sc.*, Saint-Pétersbourg, 7e série, t. XIX, 1872.

Sachs, Traité de botanique ; traduct. française, 1874.

Éd. de Janckzewski, Recherches sur le développement des bourgeons dans les Prêles. *Mém. Soc. sc. nat.*, Cherbourg, t. XX, 1876.

Famintzin, Ueber Knospenbildung bei Equiseten. *Bull. Acad. des sc.*, Saint-Pétersbourg, t. IX, 1876.

Potonié, Ueber die Zusammentsetzung der Leitbundel bei den Gefässkryptogamen. *Jahrb. d. bot. Gartens zu Berlin*, 1883.

Van Tieghem et Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes. *Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. VII et VIII, 1888.

Van Tieghem, Remarques sur la structure de la tige des Prêles. *Journ. de bot.* t. IV, 1890.

G. Poirault, Développement des tissus dans les organes végétatifs des Cryptogames vasculaires, *Mém. Acad. imp. des sc.*, Saint-Pétersbourg, 7e série, t. XXXVII, 1890.

Id., Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires. *Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. XVIII, 1894.

Cormack, On the cambial development in Equisetum. *Annals of Botany*, t. VII, 1893.

Campbell, The structure and development of the Mosses and Ferns, Londres, 1895.

Rosen, Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen ; III, Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogonen Gewebe. *Cohn's Beitr.*, t. VII, 1896.

Jules Léger, Recherches sur l'origine et les transformations des éléments libériens. *Mém. Soc. linn. Normandie*, t. XIX, 1897.

Osterhout, Ueber Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum. *Jahrb. für wiss. Bot.*, t. XXX, Heft 2, 1897.

Jeffrey, The development, structure and affinities of the genus Equisetum. *Boston Soc. nat. hist.*, t. V, 1899.

SADEBECK, Equisetaceæ, in *Engler et Prantl*, Nat. Pflanzenf., Theil I, 4, 1900.
STRASBURGER, Das botanische Prakticum, 4e édit. 1902.
GŒBEL, Organographie der Pflanzen ; Jena, 1898-1901.
CHAUVEAUD, Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes. *Ann. des sc. nat.*, 8e série, t. XVIII, 1903.
BOUYGUES, Contribution à l'étude du système libéro-ligneux des Cryptogames vasculaires. *Soc. linn. de Bordeaux*, t. LIX, 1904.
QUELVA, Histogénèse et structure du stipe et de la fronde des Equisetum. *Mém. Soc. d'hist. nat. d'Autun*, t. XX, 1907.
EAMES, On the occurence of centripetal xylem in Equisetum. *Annals of Botany*, 1909.

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DE L'OVAIRE EN FRUIT CHEZ LES COMPOSÉES

Par M. P. LAVIALLE

INTRODUCTION

Les recherches dont le tégument de la graine, ou spermoderme, a été l'objet dans ces derniers temps, ont montré que l'origine de cette enveloppe protectrice ne peut être connue d'une façon précise, que par l'étude attentive des modifications qui se produisent dans les téguments de l'ovule, après la fécondation.

Les expressions de « *testa* » et de « *tegmen* », employées jadis pour désigner les deux couches plus ou moins distinctes que l'on observe assez souvent dans le spermoderme, sont loin de correspondre toujours, comme on l'avait cru d'abord, aux tissus dérivés respectivement du tégument externe et du tégument interne de l'ovule, quand le nucelle ovulaire est pourvu de ces deux enveloppes. C'est ce que Le Monnier (1) a nettement exprimé dans son intéressant mémoire sur la nervation de la graine : « Il est bien établi, dit-il, qu'en général le testa et le tegmen ne représentent pas dutout la primine et la secondine, mais seulement des couches diversement modifiées de la primine » ; opinion qui ne renferme d'ailleurs qu'une part de vérité.

(1) Le Monnier, Recherches sur la nervation de la graine (*Ann. Sc. Nat.*, 5e série, T. XVI, p. 241, 1872).

Pour déterminer l'origine des enveloppes de la graine, Le Monnier (1) s'est appuyé avant tout sur la position des faisceaux vasculaires dans l'ovule : « Les faisceaux, dit-il, se trouvant seulement dans la primine (excepté chez les Euphorbiacées), tout l'extérieur appartient à la primine. La zone interne seule pourra contenir la secondine. » Cette conclusion ne s'applique naturellement qu'aux ovules bitégumentés.

Toutefois, si la place occupée par les faisceaux vasculaires peut fournir un point de repère intéressant, il faut bien dire qu'elle ne permet de déterminer exactement, ni les limites ni la nature des tissus. Le seul moyen d'être renseigné exactement à cet égard, consiste à suivre les métamorphoses dont les diverses parties de l'ovule sont le siège, depuis la fécondation jusqu'à la maturité de la graine. Pour n'avoir pas compris la nécessité de cette étude, des auteurs plus récents ont rapporté, d'une façon tout à fait inexacte, l'origine de telle ou telle partie du tégument de la graine, à tel ou tel tissu ovulaire.

C'est dans le travail publié en 1893 par Guignard (2) que l'on peut apprécier la nécessité et l'importance de la méthode embryogénique appliquée à ce genre de recherches. Elle a permis à l'auteur, non seulement de préciser l'origine des diverses assises du tégument séminal dans un grand nombre d'exemples, mais encore d'établir ce fait nouveau que, dans les graines considérées auparavant comme exalbuminées, on retrouve presque toujours une ou plusieurs assises d'albumen, que l'on ne manquerait pas de rapporter au tégument ovulaire, comme on l'a fait d'ailleurs dans plusieurs cas, si l'on n'avait pas suivi sans discontinuité, les modifications successives qui se produisent dans le contenu du sac embryonnaire pendant le développement de l'ovule en graine.

Dans l'étude de l'origine des tissus de la graine, il ne suffit même pas toujours de prendre le stade de la fécondation comme point de départ; il est parfois nécessaire de remonter à un

(1) Le Monnier, *loc. cit.*, p. 242.

(2) Guignard, Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal (*Journ. de Bot.*, p. 306, Paris, 1893).

stade antérieur. C'est ainsi que certains auteurs, croyant que chez les Composées, le tégument ovulaire n'a encore subi aucune modification au moment de la fécondation, se sont mépris sur la nature des tissus qui entourent le sac embryonnaire. Il est donc indispensable, dans ce cas, de suivre d'abord le développement, à partir de l'apparition du mamelon ovulaire à la base de la cavité ovarienne, jusqu'à la fécondation.

Dans cette importante famille, comme dans celles où les fruits sont des akènes, l'observation des modifications subies par la paroi ovarienne elle-même, faite parallèlement à celle de la graine, présente aussi un intérêt particulier, en raison du rôle protecteur qui est dévolu au péricarpe. C'est pourquoi M. le professeur Guignard nous a engagé à compléter son travail précédemment cité, en étudiant simultanément le développement du tégument séminal et celui du péricarpe, dans un grand nombre de genres et d'espèces de Composées (1). Nous tenons à lui exprimer ici notre vive reconnaissance, pour l'hospitalité qu'il nous a donnée dans son laboratoire, et pour les conseils qu'il nous a prodigués au cours de ces recherches.

M. Guérin, professeur agrégé à l'École supérieure de pharmacie de Paris, a guidé nos premiers pas dans la voie qui nous était tracée. Nous avons travaillé à ses côtés pendant plusieurs années, et avons largement profité de ses enseignements. Qu'il veuille bien recevoir l'assurance de notre sincère gratitude.

Nous adressons nos bien sincères remerciements à tous ceux qui ont contribué à mener à bien cette étude : M. Poirault, directeur de la Villa-Thuret; M. Col, professeur à l'École de plein exercice de médecine et de pharmacie de Nantes; M. Arechavaleta, directeur du Musée national de Montevideo; M. Girardeau et M. Bonnard, préparateurs à l'École supérieure de pharmacie de Paris; M. Demilly, jardinier en chef de l'École supérieure de pharmacie de Paris.

Pour faciliter la lecture de notre travail, nous donnons la

(1) Nous avons étudié 298 espèces, appartenant à environ 65 genres.

liste des genres étudiés, en suivant la division en tribus et sous-tribus donnée par Engler et Prantl (1). Cette division présente l'avantage de rapprocher dans la description, les plantes présentant des caractères morphologiques analogues.

LISTE DES GENRES ÉTUDIÉS.

DIVISION DE LA FAMILLE.			GROUPES ÉTUDIÉS.		
Composées.	**Tubuliflores.** 12 tribus.	*Vernoniées.*	**Tubuliflores.**	*Cynarées.* Sous-tribus.	Échinopsidinées.
		Eupatoriées.			Carlininées.
		Astérées.			Carduinées.
		Inulées.			Centauréinées.
		Hélianthées.		*Mutisiées.* Sous-tribus.	Gochnatinées.
		Heléniées.			Mutisinées.
		Anthémidées.			Nassauvinées.
		Sénécionées.	**Liguliflores.** *Cichoriées.* Sous-tribus.		Scolyminées.
		Calendulées.			Cichorinées.
		Arctotidées.			Léontodinées.
		Cynarées.			Crépidinées.
		Mutisiées.			
	Liguliflores. 1 seule tribu. *Cichoriées.* Sous-tribus.	Scolyminées.			
		Dendroséridinées			
		Cichorinées.			
		Léontodinées.			
		Crépidinées.			

GENRES DES TUBULIFLORES ÉTUDIÉES.

Sous-tribus.	Genres.
Échinopsidinées.	*Echinops.*
Carlininées	*Xeranthemum.*
	Chardinia.
	Carlina.
	Atractylis.
Carduinées	*Lappa.*
	Cousinia.
	Saussurea.
	Jurinea.
	Carduus.
	Cirsium.
	Cynara.
	Silybum.
	Galactites.
	Onopordon.
Centauréinées.	*Crupina*
	Serratula.
Gentauréinées. (*Suite.*)	*Centaurea.*
	Carthamus.
	Carduncellus.
	Cnicus.
Gochnatinées	*Moquinia.*
	Onoseris.
	Warionia.
	Berardia.
Mutisinées	*Schlechtendalia.*
	Trichocline.
	Chaptalia.
	Gerbera.
Nassauvinées	*Perezia.*
	Trixis.
	Pamphalea.
	Moscharia.

(1) Engler et Prantl, Pflanzenfamilien, Leipzig, 1889.

GENRES DES LIGULIFLORES ÉTUDIÉES.

Sous-tribus.	Genres.
Scolyminées...	*Scolymus.*
Cichorinées....	*Catananche.* *Cichorium.* *Lampsana.* *Microseris.* *Krigia.* *Hyoseris.* *Uropappus.* *Tolpis.* *Rhagadiolus.*
Léontodinées..	*Hypochœris.* *Urospermum.* *Leontodon.*
Léontodinées.. (*Suite.*)	*Picris.* *Tragopogon.* *Scorzonera.*
Crépidinées....	*Rodigia.* *Pterotheca.* *Andryala.* *Chondrilla.* *Taraxacum.* *Zollikoferia.* *Sonchus.* *Lactuca.* *Picridium.* *Crepis.* *Hieracium.*

CHAPITRE PREMIER

ÉTAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES SUR LA STRUCTURE DU FRUIT DES COMPOSÉES

Ce sujet ne pouvait manquer d'attirer l'attention des botanistes et de susciter de nombreux travaux.

En 1866, Krauss (1) dans son travail sur les péricarpes secs décrit, parmi les Composées qui nous intéressent, cinq espèces appartenant aux genres *Lappa*, *Lampsana*, *Taraxacum*, *Cichorium* et *Cirsium*. L'étude anatomique et le schéma du fruit du *Lappa minor* seraient exacts, si l'auteur ne s'était mépris sur l'origine des tissus qu'il a rencontrés, en considérant par exemple l'assise protéique comme l'épiderme interne du tégument séminal. Il établit l'analogie de structure qui existe entre les fruits de *Lappa minor* et de *Cirsium lanceolatum*.

Quelques années plus tard, Van Tieghem (2), dans ses recherches sur la nervation de l'ovule et de la graine de l'*Helianthus annuus*, observe la division du faisceau libéro-ligneux du raphé en trois branches sous la chalaze.

La même année, Le Monnier (3) publiait les résultats de ses recherches sur la nervation de la graine. Il donne l'*Helianthus annuus* comme exemple de la nervation du tégument séminal des Composées. Il signale que les formes plus compliquées sont rares, mais que les formes dégradées, dans lesquelles une seule branche vasculaire fait le tour de l'embryon, sont fréquentes. Il donne comme exemples les *Cynara* et les *Scolymus*.

En 1878, Warming (4) signale, dans les ovules monochlamydés en général, l'allongement radial des cellules de l'assise interne du tégument. Il fait une étude détaillée de l'ovule du *Senecio vulgaris*, et constate la grande réduction du nucelle, sa disparition précoce, et le fait que le sac embryonnaire

(1) Krauss, Ueber den Bau trokner Pericarpien (*Jahrb. für Wiss. Bot.*, V, p. 124-125, 1866-67).

(2) Van Tieghem, Note sur les divers modes de nervation de l'ovule et de la graine (*Ann. Sc. Nat.*, 5e série, XVI, 1872).

(3) Le Monnier, *loc. cit.*

(4) Warming, De l'ovule (*Ann. Sc. Nat.*, 6e série, t. V, p. 235, 1878).

se trouve alors en contact avec l'assise interne du tégument.

L'année suivante, STRASBURGER (1) publie ses observations sur la même plante, arrive aux mêmes résultats que WARMING, et constate de plus, la production de quatre cellules-mères définitives du sac embryonnaire, dont l'inférieure seule se développe.

Plus tard, VESQUE (2) observe des cristaux prismatiques d'oxalate de calcium, dans la partie interne du tégument ovulaire et dans la paroi ovarienne de quelques Composées.

Presque au même moment, HARZ (3) apportait une intéressante contribution à l'étude du fruit de quelques Composées. Il signale, en particulier, la persistance d'une ou de plusieurs assises de cellules, comme résidu de l'albumen, et l'existence d'un pigment noir abondant, dans les cellules épidermiques et sous-épidermiques du péricarpe de l'*Helianthus annuus* et du *Guizotia oleifera*.

Quatre ans après, HEGELMAIER (4) attribue un rôle protecteur à la « *couche épithéliale* », c'est-à-dire à l'assise interne différenciée du tégument ovulaire, qui tapisse le sac embryonnaire des Composées.

En 1891, BRANDZA (5) essaie de suivre le développement du tégument séminal des Composées, mais se méprend sur l'origine de la partie interne du tégument séminal mûr, et l'attribue à l'épiderme du nucelle. L'auteur n'a même pas vu le véritable nucelle, réduit comme on le sait à son épiderme, et déjà résorbé avant la fécondation, car il considère comme tel, la zone interne du tégument qui, comme nous le verrons, se différencie de très bonne heure de la zone externe.

Deux ans plus tard, GUIGNARD (6) publie sur le développement du tégument séminal dans un assez grand nombre de familles, un travail qui établit la présence constante, à la maturité, d'une ou de plusieurs assises d'albumen, dans les

(1) STRASBURGER, Die Angiospermen und Die Gymnospermen, Iéna, 1879.

(2) VESQUE, Caractères des principales familles gamopétales tirés de l'anatomie de la feuille (*Ann. Sc. Nat.*, 7e série, t. I, p. 216, 1885).

(3) HARZ, Landwirthschaftliche Samenkunde, Berlin, 1885.

(4) HEGELMAIER, Ueber den Keimsack einiger Compositen und Umhüllung, (*Bot. Zeit.*, no 50, p. 805, 1889).

(5) BRANDZA, Développ. des tég. de la graine (*Revue générale de Bot.*, t. III, p. 229, 1891).

(6) GUIGNARD, *loc. cit.*

graines dont l'albumen s'organise à l'état de tissu. Il est d'accord avec STRASBURGER au sujet du *Senecio vulgaris*, et suit pas à pas le développement du tégument séminal de cette espèce, et d'un certain nombre d'autres Composées. Ce travail doit être ici l'objet d'une mention toute particulière, car il est le seul qui donne une idée nette, de la nature et de l'origine des divers tissus qui forment le tégument séminal des Composées. L'auteur laisse volontairement de côté la paroi de l'ovaire ; il n'en parle qu'accidentellement, en raison de l'intimité de ses relations avec le tégument.

Peu de temps après, SCHWERE (1) observe de nouveau l'allongement radial des cellules de l'épiderme interne du tégument, et figure le développement de l'embryon du *Taraxacum*. Toutefois, l'auteur confond la zone interne du tégument avec le nucelle quand il dit : « A l'état jeune le sac embryonnaire est couvert par un assez grand nombre d'assises de cellules *appartenant au nucelle*, qui vont en diminuant de plus en plus vers le micropyle. Vers l'extérieur, ces couches passent insensiblement aux cellules confuses, très fortement aplaties, internes, du tégument. » De tels résultats dénotent, de la part de l'auteur, une complète ignorance des travaux antérieurs sur la question.

En 1898, Mlle GOLDFLUS (2) cherche à déterminer les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées. Elle signale la différence d'affinité que possèdent les deux zones du tégument envers diverses matières colorantes. Nous tenons à reproduire ici les conclusions de son travail, car elles nous intéressent particulièrement, et témoignent du besoin éprouvé par l'auteur, d'expliquer la digestion de la région sous-chalazienne, si développée, du tégument ovulaire, et la transmission des produits digérés à l'albumen et à l'embryon : « Le sac embryonnaire des Composées, dit-elle en concluant, est entouré par l'assise interne du tégument différenciée en cellules digestives. Les antipodes y sont ordinairement disposées en série, qui pénètre comme un suçoir dans la partie axile de

(1) SCHWERE, Zur Entwicklungsgeschichte der frucht von *Taraxacum officinale* (*Flora*, LXXXII, 1896).

(2) MATHILDE GOLDFLUS, Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées (*Journ. de Bot. Morot*, 1898-1899).

l'ovule. Ces antipodes sont généralement en relation avec un cordon de cellules conductrices dirigées vers l'extrémité du faisceau raphéal. Elles semblent donc représenter l'intermédiaire entre le sac embryonnaire et les substances digestibles élaborées par l'ovule. »

Nous verrons plus loin que les antipodes ne jouent aucun rôle spécial dans la digestion du tégument séminal.

Un peu plus tard, Hanausek (1) suit le développement du péricarpe de l'*Helianthus annuus*, et signale la présence de poils jumeaux naissant aux dépens de la même cellule épidermique. Il figure, vue de face, une couche pigmentaire contenue dans le péricarpe, et la montre composée d'un réseau. Il se prononce nettement sur l'origine intra-cellulaire des cavités renfermant le pigment. Il signale aussi la résistance spéciale de ce pigment vis-à-vis des réactifs.

Pfister (2) avait du reste considéré antérieurement comme des méats, les couches pigmentaires analogues trouvées dans les genres *Carthamus* et *Guizotia*.

En 1905, Gerdts (3) publie un travail sur le développement et la structure définitive du fruit des Composées officinales. Ce travail, important par le nombre des espèces étudiées, contient d'énormes et nombreuses erreurs, indiquant d'une façon claire, que son auteur n'a aucune connaissance des travaux publiés antérieurement sur le même sujet.

Enfin, tout récemment, Hanausek (4) exposait les résultats de ses recherches sur l'origine de la couche chromogène du péricarpe de divers *Carthamus*, genre déjà étudié par Pfister (5). Il est en désaccord complet avec cet auteur, et, disons-le dès maintenant, avec nous-même, en considérant les espaces remplis de matière colorante comme d'origine *intra-cellulaire*. Sa description montre qu'il n'a pas étudié des ovaires *assez jeunes*, pour observer l'apparition des méats *intercellulaires*.

(1) Hanausek, Zur entwickelungsgeschichte des Perikarps von *Helianthus annuus* (*Berich. d. d. Bot. Gesellsch.*, t. 20, p. 449, 1902).

(2) Pfister, Olliefernde Compositenfrüchte, *Landwirthschaftl versuchsstat*, XLII.

(3) Gerdts (C. L.), Bau und Entwickelung der Kompositenfrucht mit besonderer Berucksichtigung der offizinellen arten (*Thèse inaug.*, Leipzig, 1905).

(4) Hanausek, Ueber das Perikarp und Perikarpsekret der Gattung *Carthamus* (*Berich. d. d. Bot. Gesellsch.*, XXIX, 13-18, 1911).

(5) Pfister, *loc. cit.*

CHAPITRE II

GÉNÉRALITÉS SUR LE DÉVELOPPEMENT DU PÉRICARPE ET DU TÉGUMENT SÉMINAL

Nos observations nous ont permis de diviser les Composées étudiées en deux grands groupes, suivant des règles qui souffrent peu d'exceptions. Les caractères sur lesquels nous avons basé cette division, intéressent également le péricarpe et le tégument; de plus, ils concordent avec les caractères morphologiques, du moins dans les grandes lignes.

Nous ferons successivement l'étude détaillée du développement du tégument séminal et du péricarpe, chez les Liguliflores et chez les Tubuliflores. Comme type de Liguliflores nous prendrons le *Sonchus oleraceus* L., et comme type de Tubuliflores, le *Centaurea cirrhata* Reichb.

DÉVELOPPEMENT DE L'OVAIRE CHEZ UNE LIGULIFLORE : *Sonchus oleraceus L.*

Tégument, nucelle et sac embryonnaire.

Des coupes pratiquées dans des capitules très jeunes de *Sonchus oleraceus*, montrent l'apparition successive des divers verticilles floraux, dans un ordre centripète normal. On observe cependant quelque chose de particulier dans le développement du gynécée. Le mamelon ovulaire apparaît à la base de l'ovaire, à l'aisselle du carpelle antérieur, et atteint un volume assez considérable, avant la fermeture de l'ovaire, qui présente encore une ouverture très nette au sommet (fig. 1). Il y a, en somme, une sorte de gymnospermie temporaire chez cette Composée.

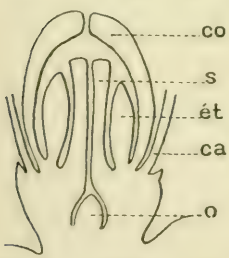


Fig. 1. — *Sonchus oleraceus.* Coupe longit. d'une très jeune fleur : *ca*, calice ; *co*, corolle ; *ét*, étamine ; *s*, style jeune, creux, faisant communiquer la cavité ovarienne avec l'extérieur ; *o*, mamelon ovulaire. — Gr. : 110.

Des faits analogues ont été observés chez un certain nombre de Renonculacées par Bessey (1).

(1) Bessey (E.A.) The comparative morphology of the pistils of the Ranunculaceae, Alismaceæ and Rosaceæ (*Bot. Gaz.*, p. 297, novembre 1898).

Après la fermeture de l'ovaire, le mamelon ovulaire, déjà assez développé, occupe une grande partie de la cavité qui le renferme, il reste assez étroitement appliqué contre le carpelle antérieur qui lui a donné naissance, et, lorsqu'il a atteint la partie supérieure, il s'incurve et produit aussitôt un nucelle très réduit, composé d'un épiderme et d'un très petit nombre de cellules. Tout autour du mamelon nucellaire, les tissus, se développant, forment d'abord une petite rigole circulaire, puis enveloppent complètement le nucelle. Simultanément la courbure s'accentue, de sorte que l'ovule devient nettement anatrope.

Phénomènes nucellaires qui accompagnent l'incurvation de l'ovule.

Au moment de la différenciation du bourrelet circulaire qui va donner naissance au tégument, on observe dans le nucelle, une cellule sous-épidermique qui grossit, refoulant les quelques cellules sous-jacentes, et occupant enfin tout l'espace limité par l'épiderme du nucelle (fig. 2). C'est la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire. Le noyau de cette cellule se divise, puis une subdivision des deux noyaux-filles produit quatre noyaux qui s'isolent par des membranes et donnent naissance à une file de quatre cellules

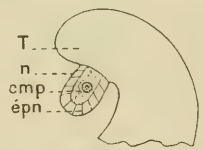


Fig. 2. — *Sonchus oleraceus.* Coupe longit. montrant le nucelle après la différenciation de la cellule-mère primordiale du sac : *T*, début de la différenciation du bourrelet tégumentaire ; *n*, nucelle ; *épn*, épid. du nucelle ; *cmp*, cellule-mère primordiale du sac embryonnaire. — Gr. : 320.

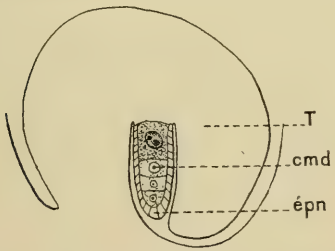


Fig. 3. — *Sonchus oleraceus.* Coupe longit. de l'ovule au moment de la différenciation de la cellule-mère définitive du sac : *T*, tég. ovulaire ; *épn*, épid. du nucelle : *cmd*, l'une des trois cellules-mères définitives qui vont entrer en résorption. — Gr. : 320.

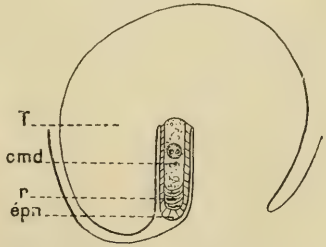


Fig. 4. — *Sonchus oleraceus.* Coupe longit. montrant l'accroissement de la cellule-mère inférieure et la résorption des trois autres : *T*, tég. ovulaire ; *épn*, épiderme du nucelle ; *cmd*, cellule-mère définitive du sac embryonnaire ; *r*, les trois autres cellules-mères définitives en voie de résorption. — Gr. : 320.

superposées suivant l'axe du nucelle. Ce sont les quatre cellules-mères définitives du sac embryonnaire. On les observe lorsque le tégument est assez développé, pour former au-dessus du nucelle un canal micropylaire réduit. L'une d'elles seulement, l'inférieure, va grandir, tandis que les trois autres entreront en résorption. Il n'y aura donc pas d'anticlines (fig. 3 et 4), contrairement à ce que signale Vesque (1).

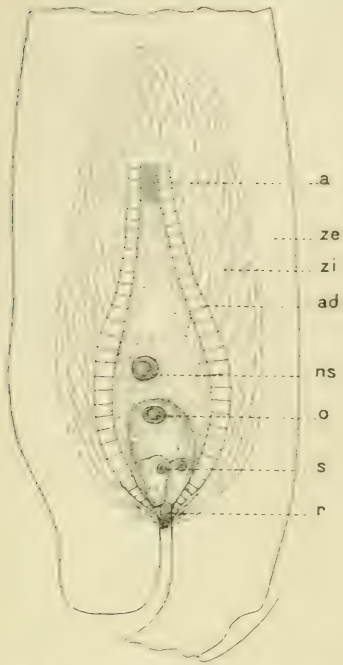


Fig. 5. — *Sonchus oleraceus*. Ovule coupé longitudinalement au moment de la fécondation : *ze*, zone externe du tég. ovulaire ; *zi*, zone interne déjà gélifiée ; *ad*, assise digestive ; *a*, antipodes ; *ns*, noyau secondaire ; *o*, oosphère ; *s*, synergides ; *r*, masse de substance nucléaire, résultant de la résorption incomplète des produits fournis par l'épid. du nucelle et par les trois cellules-mères définitives supérieures. — Gr. : 240.

Ces observations confirment celles de Strasburger (2) sur le *Senecio*, et celles de Guignard (3) sur cette même espèce et d'autres Composées.

Le sac embryonnaire adulte se compose de deux synergides, allongées en forme de bec vers le micropyle, d'une oosphère, d'un gros noyau secondaire situé au voisinage de l'oosphère, et de trois antipodes, disposées en file dans la partie inférieure rétrécie du sac (fig. 5). Ces antipodes paraissent, au début, isolées de l'épiderme interne du tégument. Cette apparence est due à la présence, entre elles et cet épiderme, des produits de désagrégation de l'épiderme du nucelle.

Évolution de l'épiderme du nucelle.

Nous avons pu observer très nettement, chez le *Sonchus* et

(1) Vesque, Développ. du sac embryonnaire des Angiospermes (*Ann. Sc. Nat.*, 6e série, t. VI, 1878).

(2) Strasburger, *loc. cit.*

(3) Guignard, Recherches sur le sac embryonnaire (*Ann. Sc. Nat.*, 6e série, t. XIII, 1882).

chez les autres Composées dont nous avons suivi le développement pas à pas, la résorption de l'épiderme du nucelle au cours du développement du sac embryonnaire. Il est résorbé d'abord dans la région supérieure, voisine du micropyle, tandis que la partie inférieure conserve sa structure un peu plus longtemps. Lorsque le sac embryonnaire a atteint son volume normal, on ne retrouve aucune trace d'organisation rappelant le nucelle (fig. 5).

Évolution du tégument ovulaire depuis la différenciation de la cellule-mère définitive jusqu'à la maturité du sac.

1° Évolution de la zone interne.

L'épiderme du tégument ovulaire présente des caractères identiques dans la région interne, au contact du nucelle, et dans la région externe, c'est-à-dire à la surface de l'ovule, jusqu'au moment de la différenciation de la cellule-mère définitive. Mais, pendant le développement du sac, on observe des cloisonnements radiaux accompagnés d'un allongement radial, des cellules de la région épidermique qui est au contact du nucelle ou du sac (1).

Pour des raisons que nous développerons plus loin, nous désignerons cette assise, au cours de notre travail, sous le nom d' « *assise digestive* » (2).

Cette assise digestive disparaît après la fécondation. Elle est encore visible cependant, lorsque le sac est entièrement rempli d'albumen, autour du rétrécissement tubulaire occupé par les antipodes (fig. 6). La longueur de l'embryon est à ce moment le tiers environ de la longueur du sac. Nous sommes absolument d'accord sur ce point avec Guignard (3), qui a observé les mêmes faits chez le *Senecio*.

(1) L'apparence particulière de ces cellules, jointe à l'affinité très grande des noyaux envers les matières colorantes, a fait donner à cette assise différenciée, les noms de « *couche de revêtement* » par Warming (*loc. cit.*), qui la considère comme un caractère des Monochlamydées, d' « *endoderme* » par Hegelmaier (*loc. cit.*), d' « *endothèle* » par Schwere (*loc. cit.*). Guérin, qui a observé une semblable assise chez les Ményanthoïdées, lui a donné le nom de « *tapis* », déjà adopté par Goebel. On lui a encore donné le nom d' « *épithélium* » ou d' « *assise épithélioïde* ».

(2) Souèges, dans son travail sur le tégument séminal des Solanées, donne aussi le nom d'assise digestive à l'épiderme interne du tégument (*Ann. Sc. Nat.*, 9e série, t. VI, p. 19).

(3) Guignard, *loc. cit.*, p. 80.

Il nous semble utile de faire remarquer dès maintenant, pour rendre la suite de notre travail plus compréhensible, que jamais nous n'avons vu cette assise persister, et qu'en aucun cas nous n'avons eu l'occasion de la retrouver dans le fruit mûr ; ceci dit, pour montrer que la présence d'une assise cellulaire autour et au contact de l'assise ou de la couche protéique, ne peut être considérée comme un résidu de l'assise digestive.

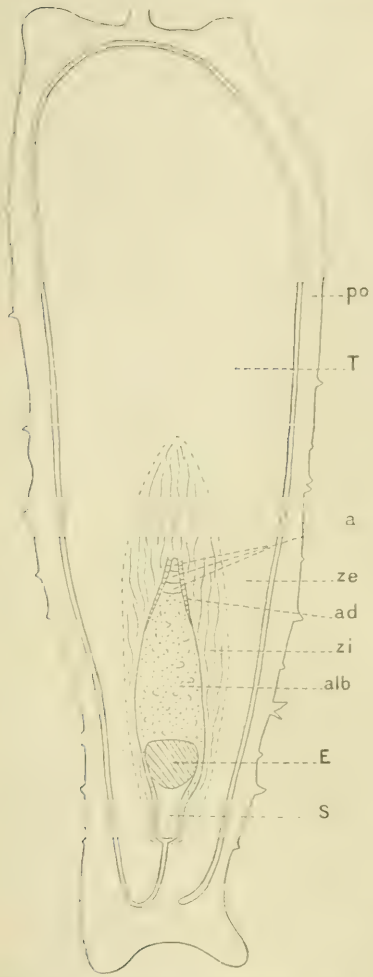


Fig. 6. — *Sonchus oleraceus*. Coupe longit. de l'ovaire, peu après la fécondation : *po*, paroi ovarienne; *T*, tégument ; *ze*, zone externe; *zi*, zone interne; *ad*, assise digestive; *a*, antipodes; *E*, embryon; *S*, suspenseur ; *alb*, albumen. — Gr. : 72.

Guignard (1) et Mlle Goldflus (2) signalent le rôle digestif de cette assise. De fait, si le tissu du tégument est resté parfaitement homogène jusqu'au moment de sa différenciation, il n'en est pas de même dans la suite. En effet, avant même que le sac ait atteint son volume définitif, le parenchyme se montre envahi par un agent de désagrégation, de dissolution, vraisemblablement une diastase sécrétée par l'assise digestive.

Pour nous, son rôle de digestion n'est pas douteux, bien que nous n'ayons aucune preuve absolue ; nous avons toujours constaté, en effet, que le gonflement et la dissolution des membranes ne se produisent jamais avant la différenciation cellulaire de cette assise. De plus, la digestion du tégument ne

(1) Guignard, *loc. cit.*, p. 78-79.
(2) Mathilde Goldflus, *loc. cit.*

dépasse jamais la limite supérieure du sac, point où s'arrête également la différenciation de l'épiderme interne du tégument en assise digestive (fig. 5).

Les cellules du parenchyme tégumentaire voisines de l'assise digestive, s'allongent pendant le développement de l'ovule, et s'orientent vers la région chalazienne, prenant ainsi une direction et des dimensions, propres à amener les diastases dans la masse très considérable de tissu qui occupe la région sous-chalazienne.

Tout ceci précède de peu la fécondation ; mais nous voulons insister sur le fait que la digestion de la zone du tégument voisine du sac, n'est en aucune façon liée à ce phénomène, et qu'elle peut s'opérer sans que la fécondation se produise. Nous en avons eu de nombreuses preuves, en examinant des ovules adultes, non fécondés, dont le sac continuait à s'allonger comme si la fécondation s'était produite, et dont le tégument était digéré jusqu'au voisinage de l'épiderme externe. Les produits solubles provenant de cette résorption ne pénètrent pas dans le sac embryonnaire dont la cavité est à peu près nulle.

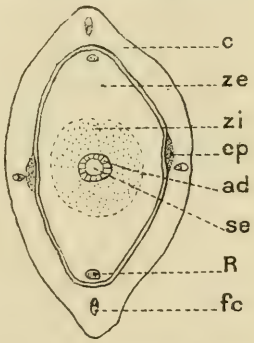


Fig. 7. — *Sonchus oleraceus*. Coupe transv. de l'ovule au même stade de développement : *C*, paroi de l'ovaire ; *ze*, zone externe du tégument. ; *R*, faisceau du raphé; *zi*, zone interne du tégument ; *ad*, assise digestive; *se*, sac embryonnaire ; *fc*, faisceau carpellaire *cp*, cordon du tissu conducteur. — Gr. : 110.

Ainsi, par le fait du gonflement des membranes, sous l'influence vraisemblable de diastases venues de l'assise digestive, le tégument ovulaire se trouve, même avant la fécondation, divisé en deux zones (fig. 7) : l'une externe, qui n'a subi aucune modification ; l'autre interne gélifiée, qui subit une résorption à peu près complète pendant le développement.

La structure de cette zone interne, y compris l'assise digestive, est identique à celle qui est figurée plus loin pour le *Centaurea cirrhata* (fig. 26, 27, 28).

2° Évolution de la zone externe.

La zone externe possède, au moment de la fécondation, une épaisseur qui, au niveau moyen du sac, est à peu près égale à celle de la zone interne. Elle est parcourue par un faisceau libéro-ligneux, qui franchit la région chalazienne sans se ramifier, et se prolonge du côté opposé, jusqu'à une faible distance du micropyle, en formant une boucle située dans le plan de symétrie de l'ovule; de sorte qu'en coupe transversale, on rencontre deux fois le même faisceau, en deux points diamétralement opposés. Les cellules de l'assise sous-épidermique contiennent chacune un cristal prismatique d'oxalate de chaux.

Pendant le développement de l'embryon, cette zone est en grande partie aplatie et résorbée, mais le faisceau y conserve toute sa netteté (fig. 21).

L'épiderme externe ne subit pas de modifications bien sensibles au cours du développement, chez le *Sonchus*. Les cellules sont petites, et pourvues d'une membrane mince et lignifiée à la maturité. Le faible développement des cellules de l'épiderme externe du tégument, constitue un caractère commun à la plupart des Liguliflores, et doit être considéré comme un bon caractère général et distinctif de cette sous-famille.

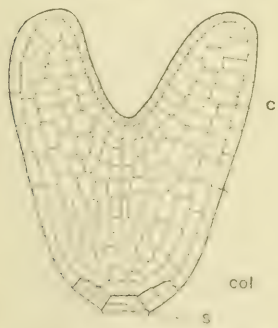


Fig. 9. — *Sonchus oleraceus*. Coupe longit. de l'embryon : *c*, ébauche des cotylédons ; *col*, collet et première assise de la coiffe ; *s*, cellules de la base du suspenseur. — Gr. : 240.

Phénomènes présentés par le sac embryonnaire après la fécondation : Développement de l'embryon.

Aussitôt après la fécondation, l'œuf se divise et fournit deux cellules : l'une, antérieure, au contact des synergides, qui donnera le suspenseur; l'autre, postérieure, qui donnera l'embryon proprement dit (fig. 6). Plus tard apparaît l'ébauche des cotylédons ; on observe à ce moment (fig. 9) le cloisonnement tangentiel des cellules épidermiques voisines du suspenseur, ce qui fixe la position

du collet et forme la première assise de la coiffe. Les cotylédons se développent ensuite, pendant que la radicule se différencie nettement en deux zones, le cylindre central et l'écorce. On observe une gemmule très nette à la maturité

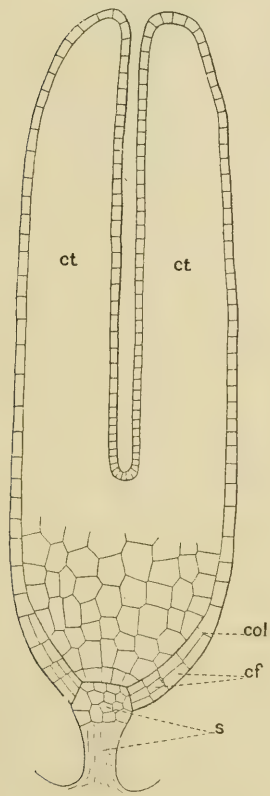


Fig. 10. — *Sonchus oleraceus*. Coupe longit. de l'embryon : *ct*, cotylédons ; *col*, collet ; *cf*, premières assises de la coiffe ; *s*, suspenseur. — Gr. : 210.

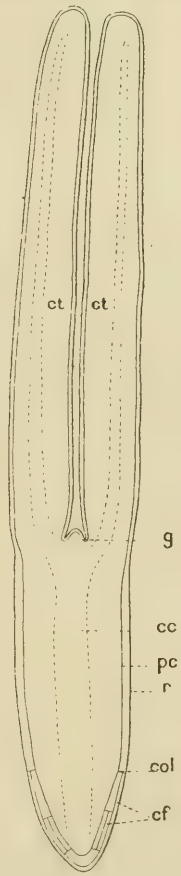


Fig. 11. — *Sonchus oleraceus*. Embryon mûr coupé longit. : *ct*, cotylédons ; *g*, gemmule ; *r*, radicule ; *pc*, par. cortical ; *cc*, cylindre central ; *col*, collet ; *cf*, premières assises de la coiffe. — Gr. : 55.

(fig. 10 et 11). Les cotylédons sont situés de part et d'autre du plan de symétrie de l'ovule générateur, plan de symétrie facile à retrouver même dans le fruit mûr, en coupe transversale, à l'aide de la boucle vasculaire du tégument, qui, nous l'avons dit, est située dans le plan de symétrie de l'ovule.

Le développement de l'embryon paraît être le même pour

les autres Liguliflores, chez lesquelles nous avons rencontré divers stades, correspondant exactement à ceux que nous venons de citer et de figurer pour le *Sonchus*.

Développement de l'albumen.

Pendant que l'œuf se divise pour donner le suspenseur et l'embryon, le noyau secondaire se divise également, et fournit l'albumen qui remplit complètement le sac embryonnaire. Le sac s'accroît ensuite, les cellules de l'albumen se multiplient, l'embryon grossit, digérant l'albumen au fur et à mesure que sa masse s'accroît. Cet accroissement de l'albumen paraît lié à l'activité de son assise externe, dont la structure et les fonctions vont nous retenir quelques instants.

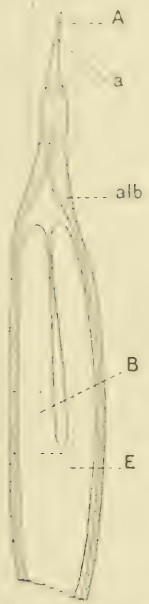


Fig. 12. — *Sonchus oleraceus.* Coupe longit. intéressant exclusivement le contenu du sac embryonnaire : *a*, antipodes réduites à leurs membranes de séparation ; *E*, embryon ; *alb*, albumen ; *A*, portion représentée avec détail par les figures 13 et 15 ; *B*, portion représentée avec détail par la figure 14. — Gr. : 72.

On peut observer, à un stade représenté par les figures 12, 13 et 14, que l'assise externe de l'albumen est formée de cellules petites et allongées tangentiellement. Elle contourne nettement la masse de l'albumen à la base du sac, et, de ce fait, ne peut être confondue avec l'épiderme interne du tégument, qui, du reste, a disparu complètement à ce moment-là. Les antipodes elles-mêmes sont résorbées ; il n'en reste que les faibles traces des membranes de séparation.

Notre attention ayant été attirée par l'allure spéciale de l'assise externe de l'albumen, nous avons cherché à voir ce qu'elle devenait, et si, à son apparence spéciale, n'était pas lié un rôle physiologique particulier.

Nous avons observé la multiplication des cellules de la partie de cette assise située au voisinage du cul-de-sac antipodial. Ces cellules subissent des cloisonnements, qui débutent dans la

région médiane, pour se propager ensuite sur les côtés à une faible distance (fig. 15). Les cellules provenant de cette division sont petites, de forme irrégulière. Latéralement, les cellules de cette assise ne subissent aucun cloisonnement de ce genre.

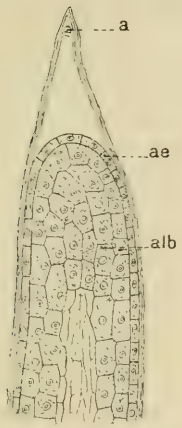


Fig. 13. — *Sonchus oleraceus*. Coupe longit. montrant la structure de la portion *A* (fig. 12) : *a*, antipodes ; *ae*, assise externe de l'albumen ; *alb*, masse de l'albumen. — Gr. : 320.

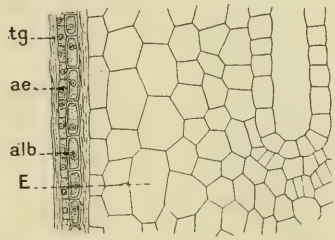


Fig. 14. — *Sonchus oleraceus*. Détail de la portion *B* (fig. 12) : *E*, embryon ; *alb*, assise protéique ; *ae*, assise externe de l'albumen ; *tg*, partie interne du tégument séminal. — Gr. : 320.

L'embryon digérant l'albumen, ce dernier s'accroît et reste toujours en contact intime avec le parenchyme du tégument. Ce parenchyme, qui a déjà subi une première transformation, sert d'une façon évidente à nourrir l'albumen au cours de son accroissement. Nous pensons que la résorption définitive du parenchyme tégumentaire, est due à une propriété digestive de l'assise externe de l'albumen, qui sécréterait les diastases nécessaires pour compléter la digestion.

L'albumen joue, du reste, un rôle analogue dans d'autres familles. Guignard (1) a observé chez quelques Santalacées, la production d'un suçoir formé aux dépens du noyau secondaire, et qui a par conséquent la nature de l'albumen. Le même auteur a signalé (2) l'existence, chez quelques Labiées, d'une cavité micropylaire contenant des noyaux libres d'albumen. Ces noyaux ne forment jamais de tissu d'albumen, et sont résorbés plus ou moins rapidement

(1) Guignard, Observations sur les Santalacées (*Ann. Sc. Nat.*, 7e série, t. II, 1885).

(2) Guignard, Recherches sur le développ. de la graine et en particulier du tégument séminal (*J. de Bot.*, p. 306, 1893).

Mlle Balicka-Iwanowska (1) signale en 1899, chez la Digitale pourpre et d'autres Scrofulariacées, des prolongements d'origine « endospermique », qui s'élargissent et forment chacun un « *haustorium* » contenant des noyaux libres, dans les régions micropylienne et chalazienne. Le même auteur indique la relation qui existe entre la présence d'un haustorium et la grande épaisseur des téguments, chez les Gesnéracées. Traitant de la nature de l'haustorium, l'auteur écrit ceci : « L'haustorium ne possède généralement pas de tissu, il ne forme pas de membranes cellulaires, et, *quand elles se forment, elles sont gélifiées très vite, ou complètement mucilagineuses.* Ex. : *Linaria Cymbalaria.* » La seconde partie de cette description s'applique d'une façon assez exacte au suçoir du *Sonchus* qui sera décrit plus loin.

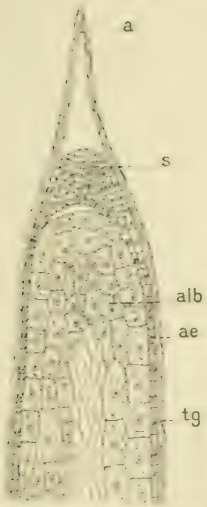


Fig. 13. — *Sonchus oleraceus*. Détail de la portion *A* (fig. 12) après le dédoublement de l'assise externe de l'albumen : *a*, antipodes ; *s*, mamelon digestif ou suçoir ; *alb*, masse de l'albumen ; *ae*, assise externe de l'albumen ; *tg*, partie interne plus ou moins complètement résorbée du tég. — Gr. : 320.

Billings (2) signale la présence d'un haustorium contenant des noyaux libres d'albumen, dans un certain nombre de plantes appartenant à diverses familles. Dans le *Calendula lusitanica*, l'auteur constate la pénétration d'une synergide dans l'haustorium. Cette synergide y remplit un rôle de digestion analogue à celui de l'albumen, mais reste toujours indivise.

Peltrisot (3) décrit, chez les Éricacées, deux cavités micropylienne et chalazienne, contenant chacune quelques noyaux libres d'albumen. Ces cavités s'accroissent aux dépens des tissus environnants.

En 1907, Coker (4) voit, chez certaines Pontédériacées, les

(1) Balicka-Iwanowska, Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopétales (*Flora*, t. 86, 1899).

(2) Billings, Beiträge zur kenntniss der Samenentwickelung (*Flora*, 1901).

(3) Peltrisot, Développ. et structure de la graine chez les Éricacées, (*Th. doct. ès sc.*, Paris, 1904).

(4) Coker, The dévelop. of the seed in the Pontédériacées (*Bot. gaz.*, 1907).

deux premiers noyaux d'albumen se séparer l'un de l'autre par une cloison. Le noyau supérieur donne l'albumen normal, et l'inférieur, un tissu différent d'aspect, qui recouvre le cul-de-sac antipodial.

On a signalé la présence de tissus d'une autre origine à la base du sac. C'est ainsi que Molliard (1) observe à la base du sac du *Knautia arvensis*, le dédoublement des cellules de l' « assise interne du nucelle », fournissant un tissu au sein duquel se trouvent les antipodes. Cette observation est fort intéressante, car elle creuse un véritable fossé entre les Dipsacées et les Composées ; on peut même dire qu'elle isole les Dipsacées de la plupart des autres Gamopétales, dont le nucelle est réduit à l'épiderme.

Enfin, Mme Balicka-Iwanowska (2) signale chez le *Morina longifolia* la production d'un tissu nourricier aux dépens des antipodes.

Quelques observateurs ont cherché à expliquer la résorption de cette masse de tissu tégumentaire si abondante, surtout sous la chalaze. Mlle Goldflus (3) fait intervenir la forme allongée de la cavité antipodaire, qui s'enfonce dans le tégument, et aussi la présence de cellules allongées au-dessous des antipodes. L'ensemble transmettrait les produits digérés au sac embryonnaire.

Nos observations nous ont conduit à penser que l'assise externe de l'albumen est, dans toute son étendue, vouée à une fonction digestive. La masse de tissu à résorber étant beaucoup plus importante au-dessous de la chalaze, au lieu d'une assise digestive, il se produit, par un dédoublement local, un véritable tissu, un mamelon digestif, d'une activité et d'une résistance plus grandes. Nous lui donnerons désormais le nom clair et bref de *suçoir*.

Ce suçoir grossit et peut atteindre un volume assez considérable (fig. 16). De plus, à tous les stades de son existence, il est facile de constater sa parenté avec l'assise externe de l'albumen, restée simple dans les régions latérales du sac.

(1) Molliard, Sur le sort des antipodes chez le *Knautia arvensis* (*Bull. Soc. Bot. de France*, XLII, p. 9, 1895).

(2) Balicka-Iwanowska, *loc. cit.*

(3) Mathilde Goldflus, *loc. cit.*

Lorsque le tégument est en grande partie digéré et résorbé, le volume du suçoir diminue (fig. 17), et, à la maturité, on n'en retrouve que des traces sans structure, sous la forme d'un petit mamelon, au sein duquel on observe quelques cavités renfermant encore des débris nucléaires (fig. 18 et 19).

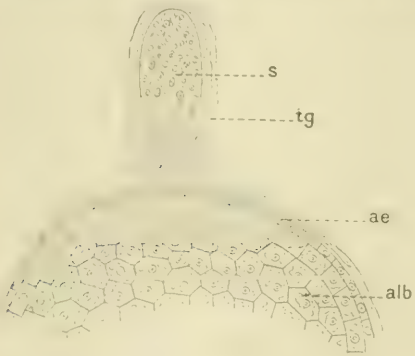


Fig. 16. — *Sonchus oleraceus*. Coupe longit. parallèle au plan de symétrie de l'ovule : *s*, suçoir; *alb*, masse de l'albumen ; *ae*, assise externe de l'albumen ; *tg*, partie interne plus ou moins complètement résorbée du tég. sém. — Gr. : 320.

Les cellules qui constituent ce suçoir ont, au début, des membranes minces (fig. 15), mais elles ne tardent pas à subir une gélification qui leur communique une affinité particulière pour le brun Bismarck. La gélification atteint un point tel, que les cavités cellulaires, très réduites, paraissent arrondies. Ceci rappelle la description de l'*haustorium* de la Cymbalaire par Mme Balicka-Iwanowska (p. 58).

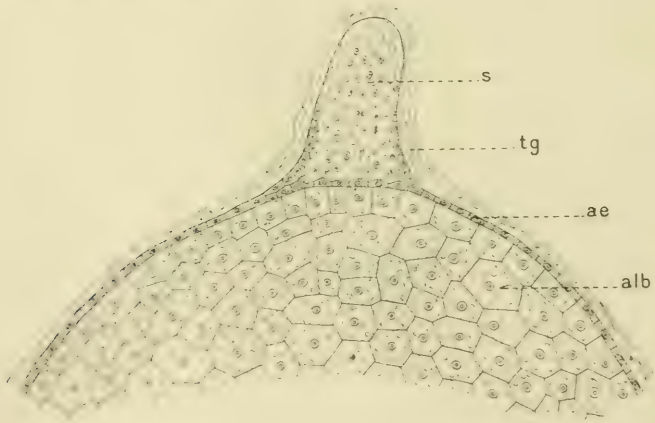


Fig. 17. — *Sonchus oleraceus*. Coupe longit. parallèle au plan de symétrie de l'ovule, montrant le début de la résorption du suçoir : *s*, suçoir ; *alb*, masse de l'albumen ; *ae*, assise externe de l'albumen; *tg*, partie interne résorbée ou aplatie du tég. sém. — Gr. : 320.

La résorption presque complète de ce tissu, est accompagnée

de celle de l'assise externe de l'albumen dans les régions latérales. Les vestiges de cette assise ne peuvent être retrouvés à la maturité, tout au moins chez le *Sonchus*, qu'à l'aide de l'hématoxyline, qui met en évidence des débris nucléaires peu distincts (fig. 19). Quant aux membranes, elles sont complètement résorbées chez le *Sonchus*.

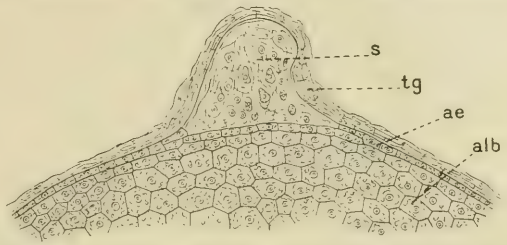


Fig. 18. — *Sonchus oleraceus*. Coupe longit. pratiquée dans le même plan que pour les figures précédentes. Elle montre la diminution de volume du suçoir. Les lettres correspondent à celles de la figure 17. — Gr. : 320.

Il s'ensuit qu'à la maturité, l'assise protéique (1) n'est pas

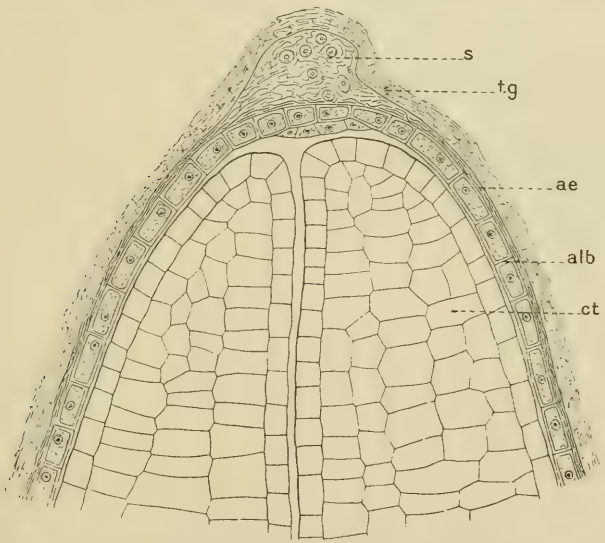


Fig. 19. — *Sonchus oleraceus*. Coupe perpendiculaire au plan de symétrie de la graine, montrant l'atténuation du volume du suçoir, son écrasement, ainsi que la désorganisation complète de l'assise externe de l'albumen : *s*, suçoir, *ae*, résidu de l'assise externe de l'albumen; *alb*, assise protéique; *tg*, partie interne écrasée ou résorbée du tég.; *ct*, cotylédon. — Gr. : 320.

représentée par l'assise externe de l'albumen, mais bien par l'assise sous-jacente.

(1) On sait que Guignard a donné ce nom à l'assise périphérique de l'albumen, qui persiste, même à la maturité, dans presque toutes les graines dites exalbuminées.

L'assise protéique n'est pas unique sur toute la périphérie de l'embryon. Au voisinage du micropyle, autour de l'extrémité de la radicule, on en trouve deux ou trois assises. On trouve aussi quelques cellules d'albumen, en dedans de l'assise protéique, à la base des cotylédons (fig. 19).

L'étude du développement complet de l'albumen chez le *Sonchus* présente un grand intérêt, à cause de la généralité des phénomènes observés. Nous avons pu, en effet, mettre en évidence les mêmes caractères histologiques et la même spécialisation de l'assise externe de l'albumen, dans les douze espèces suivantes, appartenant à neuf genres, et prises au hasard aussi bien parmi les Tubuliflores que parmi les Liguliflores: *Sonchus oleraceus* L., *Carduus crispus* L., *Carlina acaulis* L., *Carlina vulgaris* L., *Centaurea moschata* L., *Centaurea scabiosa* L., *Centaurea sphærocephala* L., *Cichorium Intybus* L., *Hieracium murorum* L., *Lampsana communis* L., *Scolymus maculatus* L., *Taraxacum dens leonis* Desf.

Développement du péricarpe chez le *Sonchus oleraceus* L.

La paroi de l'ovaire est formée, chez les Composées en général, de deux carpelles soudés bord à bord. Il en est ainsi pour le *Sonchus*, dont l'ovaire jeune présente une paroi formée de cinq ou six assises de cellules à membranes cellulosiques, formant un tissu à peu près homogène, dans lequel sont plongés quatre faisceaux libéro-ligneux. On trouve un faisceau au niveau de la nervure médiane de chacun des deux carpelles, et au niveau de chaque suture marginale.

A l'intérieur du péricarpe et au niveau de chaque suture, se trouve un bourrelet d'apparence caractéristique, retenant énergiquement le carmin aluné, qui proémine nettement vers l'intérieur, et qui sert à conduire le tube pollinique jusqu'à la base de l'ovaire. Ces cordons conducteurs (1) ont été vus pour la première fois chez les Composées par Brown (2), et considérés par Cassini (3) comme des rudiments de cloisons ovariennes. Leur

(1) C'est ainsi que nous les désignerons désormais.

(2) Brown, Some observations on the family of plants called Compositae *Trans. of Linn. Soc. of London*, vol. XII, p. 89, 1817).

(3) Cassini, Composées ou Synanthérées (*Dictionn. de Bot.*, vol. X, 1818).

rôle conducteur ne peut être mis en doute, depuis que Guignard (1) y a rencontré un tube pollinique dans toute la longueur. Guéguen (2) a établi, d'autre part, que ces cordons prolongent directement le tissu conducteur stylaire. Ce sont donc deux portions d'un même tissu. Capus (3) a étudié leur structure chez le *Grindelia robusta*. La structure de ces organes, chez le *Sonchus*, est la même que celle décrite et figurée pour le *Carthamus* (fig. 37).

Au cours du développement, on assiste à l'allongement d'un certain nombre de cellules épidermiques, qui donnent des poils

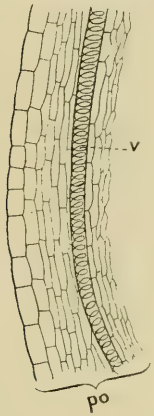


Fig. 20. — *Sonchus oleraceus*. Coupe longit. de la paroi ovarienne jeune, passant par un faisceau : *po*, paroi ovarienne ; *v*, vaisseau. — Gr. : 320.

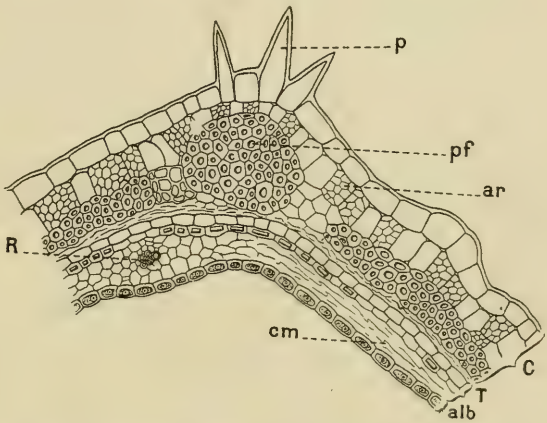


Fig. 21. — *Sonchus oleraceus*. Coupe transv. du fruit à la maturité : *C*, péricarpe; *R*, faisceau du raphé ; *p*, poil; *pf*, paquet de fibres; *ar*, assise sous-épidermique munie d'épaississements réticulés; *T*, tégument présentant un épiderme externe à petits éléments et une assise sous-épidermique oxalifère ; *cm*, couche membraniforme; *alb*, assise protéique. — Gr. : 320.

très courts, unicellulaires (fig. 21). Les membranes des cellules sous-épidermiques s'épaississent légèrement, suivant un réseau assez serré qui se lignifie. La partie interne du parenchyme devient fibreuse. La couche de fibres est à peu près continue et d'épaisseur irrégulière, variable avec le point considéré. Enfin, entre ces fibres et le tégument de la graine, on trouve de très

(1) Guignard, Recherches sur le développ. de la graine et en particulier du tég. séminal (*J. de Bot.*, Paris, p. 306, 1893).

(2) Guéguen, Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames, Paris, 1901.

(3) Capus, Anatomie du tissu conducteur (*Ann. Sc. Nat.*, 6e série, t. VII, 1878).

rares débris, dus à l'aplatissement et à la destruction des cellules les plus internes. Cette résorption porte sur une assise de cellules au maximum, car on retrouve dans le péricarpe mûr, un nombre d'assises cellulaires sensiblement égal (fig. 21 et 22) à celui des assises constituant la paroi de l'ovaire jeune (fig. 20).

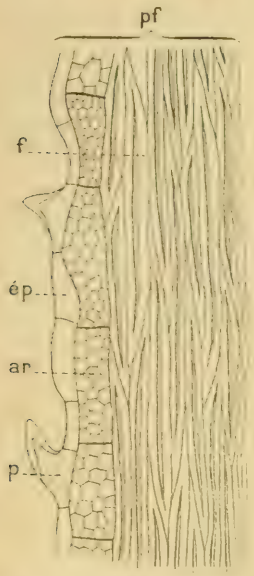


Fig. 22. — *Sonchus oleraceus*. Coupe longit. de la paroi du fruit mûr, passant par un paquet de fibres : *f*, paquet de fibres ; *ép*, épiderme ; *ar*, assise sous-épidermique munie d'épaississements réticulés ; *p*, poil ; *pf*, paroi du fruit. — Gr. : 320.

L'oxalate de calcium fait complètement défaut dans la paroi ovarienne jeune, aussi bien qu'à la maturité.

Le péricarpe ne subit donc aucune résorption sensible au cours du développement, et ne présente d'oxalate de calcium à aucun stade. Ce sont là deux caractères généraux propres aux Liguliflores.

Il n'existe aucun produit de sécrétion dans le péricarpe du *Sonchus*.

DÉVELOPPEMENT DE L'OVAIRE EN FRUIT CHEZ UNE TUBULIFLORE : *Centaurea cirrhata* Reichb.

L'apparition des pièces florales dans les capitules jeunes, rappelle en tous points les observations faites sur le *Sonchus* et mentionnées plus haut (p. 48). Comme pour cette Liguliflore, le mamelon ovulaire apparaît nettement avant la fermeture de la cavité ovarienne.

Développement du tégument séminal.

L'ovule naît ici, comme chez le *Sonchus*, à l'aisselle du carpelle antérieur, et son raphé est situé au contact du carpelle, c'est-à-dire en avant. Le développement du nucelle et du sac rappelle, en tous points, ce qui a été dit plus haut au sujet de la Liguliflore prise pour type (fig. 23 et 24).

Quant au tégument, il est divisé de bonne heure en deux zones très nettes (fig. 25). La figure 26 représente la structure

MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VIe ARR.

Vient de paraître :

Chaleur animale
et
Bioénergétique

PAR

JULES LEFÈVRE
Agrégé de l'Université,
Lauréat de l'Institut et de la Société de Biologie.

Préface de A. DASTRE, Membre de l'Institut et de l'Académie de médecine.

1 *vol. gr. in-8°, de* VII-1107 *pages, avec* 211 *fig. dans le texte.* **25** fr.

Élargissant très vite son cadre trop étroit, la calorification animale fait place aujourd'hui à la *bioénergétique*, science plus vaste qui représente l'un des aspects les plus suggestifs de la physiologie générale. A la fois expérimental et critique, théorique et pratique, l'ouvrage de M. Lefèvre expose largement les doctrines, les méthodes et les faits relatifs à la calorification et à la bioénergétique, en insistant tout particulièrement sur les travaux de Berthelot, de Rubner, d'Atwater et Bénédict, de Chauveau et des physiologistes français. Le physiologiste et le physicien, le médecin et l'hygiéniste, l'étudiant et le savant, et ceux mêmes qui, à un point de vue plus pratique, cherchent une base solide au problème expérimental de l'alimentation, de l'entretien normal, du rendement calorique ou mécanique optimum des organismes, trouveront dans ce livre non seulement le premier exposé complet de bioénergétique, mais le guide le plus précieux pour leurs préoccupations particulières dans cet ordre de connaissances.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

La croissance terminale de la tige et la formation des bourgeons chez l'*Equisetum palustre*, par L. Vidal..... 1
Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées, par L. Lavialle..... 39

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Figures dans le texte 1 à 21. — Structure de l'*Equisetum palustre*.
Figures dans le texte 1 à 22. — Ovaire et fruit des Composées.

15938-11. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XV. — Nos 2 à 4.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1912

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Mars 1912.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.
22 volumes ..... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger. ..... 30 fr.

COLUMBIA LIBRA

de l'assise digestive, ainsi que les zones interne et externe du

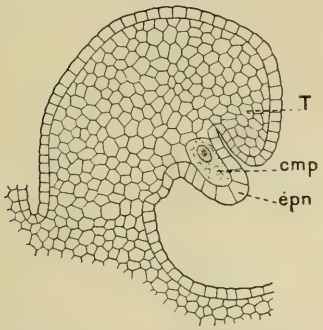


Fig. 23. — *Centaurea cirrhata.* Coupe longit. montrant le mamelon nucellaire et le bourrelet tégumentaire : *T*, bourrelet tégumentaire ; *épn*, épiderme du nucelle ; *cmp*, cellule-mère primordiale du sac. — Gr. : 320.

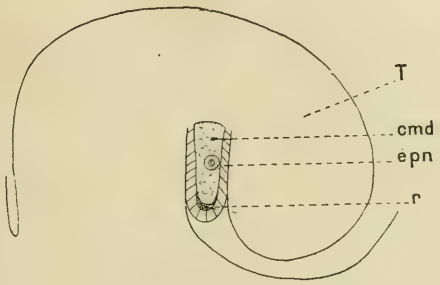


Fig. 24. — *Centaurea cirrhata.* Stade un peu plus avancé que dans la figure précédente : *T*, tégument ; *épn*, épiderme du nucelle ; *cmd*, cellule-mère définitive du sac embryonnaire ; *r*, masse riche en produits nucléaires et provenant des trois cellules-mères définitives résorbées. — Gr. : 320.

tégument, coupé transversalement un peu au-dessus des anti-

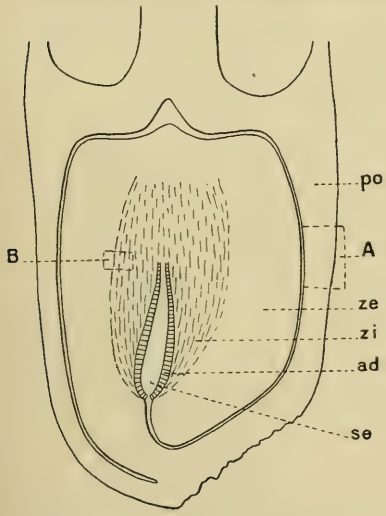


Fig. 25. — *Centaurea cirrhata.* Coupe longit. de l'ovaire au moment de la fécondation : *po*, paroi de l'ovaire ; *ze*, zone externe du tégument ; *zi*, zone interne gélifiée ; *ad*, assise digestive ; *se*, sac embryonnaire ; *A*, portion de la paroi de l'ovaire représentée par la figure 34 ; *B*, portion du tég. ovulaire représentée par la figure 28. — Gr. : 55.

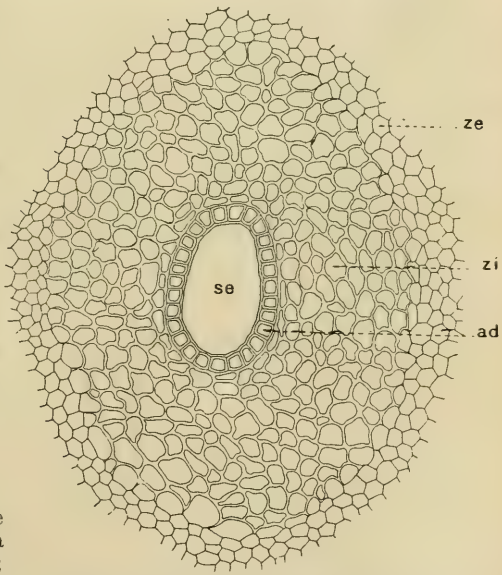


Fig. 26. — *Centaurea cirrhata.* Coupe transv. de l'ovule au voisinage des antipodes, montrant la structure des deux zones du tégument : *ze*, zone externe ; *zi*, zone interne ; *ad*, assise digestive ; *se*, sac embryonnaire. — Gr. : 400.

podes. La résorption de la zone interne, qui commence d'une

façon constante à la partie supérieure du sac, est indiquée par la figure 27. Enfin, l'apparence des deux zones tégumentaires, en coupe longitudinale, en particulier l'al-

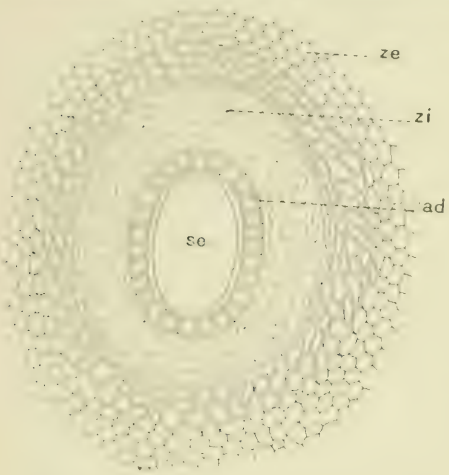


Fig. 27. — *Centaurea cirrhata.* Coupe transv. de l'ovule au voisinage de l'oosphère, montrant le début de la résorption de la zone interne : mêmes lettres que pour la figure 26. — Gr. : 400.

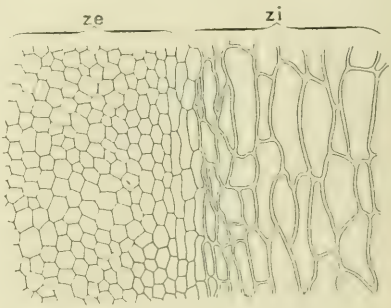


Fig. 28. — *Centaurea cirrhata.* Coupe longit. montrant l'apparence des zones externe et interne au niveau indiqué en *B* (fig. 25) : *ze*, zone ext. ; *zi*, zone int. du tégument, formée de cellules à parois gélifiées et allongées vers la chalaze. — Gr. : 400.

longement des cellules de la zone interne, sont donnés par la figure 28.

Toutes les Composées ont un tégument formé de deux zones, dont la structure est identique à celle qui vient d'être représentée pour le *Centaurea cirrhata*.

La structure de l'épiderme externe est la seule particularité,

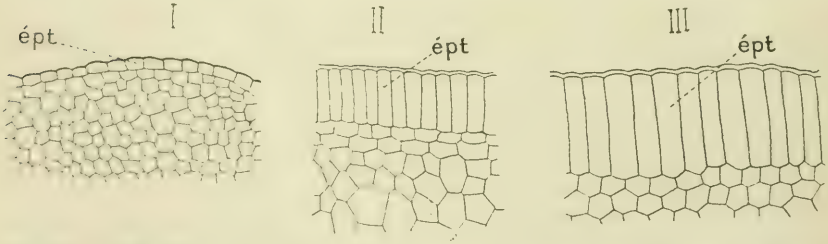


Fig. 29 (I), Fig. 30 (II), Fig. 31 (III). — *Centaurea cirrhata.* Divers stades du développement de l'épiderme externe du tégument : *épt*, épid. externe du tég. — Gr. : 480.

tirée du tégument séminal, permettant de différencier nettement les Liguliflores des Tubuliflores. En effet, cette assise,

d'abord formée de cellules isodiamétriques, s'accroît ensuite dans le sens radial et sclérifie fortement ses membranes. L'allongement radial des cellules ne se fait pas simultanément sur toute la surface de l'ovule ; il débute au voisinage du micropyle et se propage vers la région sous-chalazienne. De plus, les cellules n'ont pas une direction perpendiculaire à la tangente, elles sont incli-

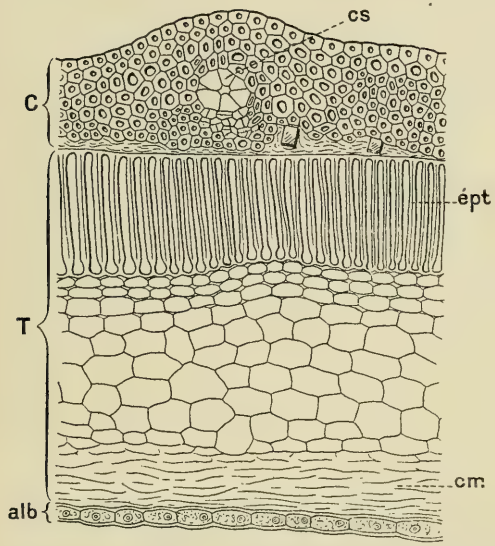


Fig. 32. — *Centaurea cirrhata.* Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe dont la zone interne, résorbée et membraniforme, contient quelques cristaux d'oxalate de chaux ; *cs*, canal sécréteur ; *T*, tég. sém. ; *épt*, épid. tég. ; *cm*, couche membraniforme ; *alb*, assise protéique. — Gr. : 385.

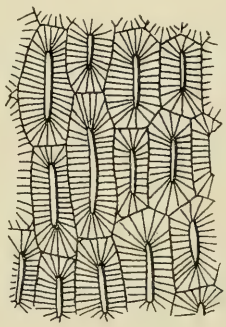


Fig. 33. — *Centaurea cirrhata.* Coupe tangentielle montrant les cellules épidermiques du tégument vues de face. — Gr. : 480.

nées vers le micropyle (fig. 35). Ce fait est très général chez les Cynarées étudiées, dont l'épiderme tégumentaire s'accroît notablement dans le sens radial. Nous figurons ici quelques stades du développement de cet épiderme (fig. 29, 30, 31, 32 et 33).

La localisation des cristaux d'oxalate de calcium dans l'assise sous-épidermique, fréquente chez les Liguliflores, ne s'observe pas ici.

Après la fécondation, on assiste à la résorption de l'assise interne du tégument, c'est-à-dire de l'assise digestive, puis à celle de la zone interne du tégument. L'albumen présente des caractères et un développement identiques à ceux du *Sonchus*. L'assise externe paraît spécialisée aussi en vue de la digestion du tégument. En tous cas, elle disparaît complètement au cours

du développement et ne se retrouve plus à la maturité. L'albumen n'est plus représenté, à l'état mûr, que par une assise protéique, qui se trouve être par suite, comme chez le *Sonchus*, l'assise sous-épidermique de l'albumen. Le suçoir ne présente aucun caractère particulier permettant de le distinguer de celui du *Sonchus*.

Le tégument se compose donc définitivement (fig. 32), d'un épiderme dont les cellules sont allongées radialement et dont les membranes sont fortement sclérifiées, d'un certain nombre d'assises cellulaires, et d'une couche membraniforme provenant de la zone interne, limitée par une assise protéique qui représente la deuxième assise de l'albumen.

A la maturité, les cotylédons sont placés de part et d'autre du plan de symétrie fourni par la boucle vasculaire du tégument.

Développement du péricarpe.

Peu après la fermeture de l'ovaire, on constate l'apparition de cristaux d'oxalate de chaux dans la région interne du parenchyme carpellaire. Les cristaux sont des prismes quadratiques, terminés à leurs extrémités par des pyramides. Les pans des prismes sont parfois très réduits, de sorte que les deux pyramides peuvent se raccorder en formant un octaèdre quadratique. La proportion d'oxalate, faible au début, croît rapidement, et, bien avant la fécondation, les cellules de la région interne, sauf celles de l'endocarpe, contiennent chacune un ou deux cristaux. La paroi de l'ovaire se trouve donc divisée, de très bonne heure, en deux zones très nettes et bien distinctes l'une de l'autre, l'interne étant oxalifère et formée de cellules beaucoup plus grandes que celles de la zone externe (fig. 34).

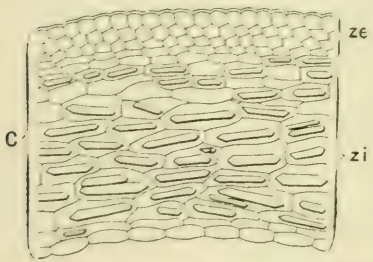


Fig. 34. — *Centaurea cirrhata*. Coupe longit. de la paroi ovarienne jeune : *C*, paroi ovarienne ; *ze*, zone externe ; *zi*, zone interne oxalifère. — Gr. : 320.

A la limite commune aux deux zones, on rencontre quatre faisceaux pourvus chacun, dans leur région endodermique,

d'un canal sécréteur qui persiste jusqu'à la maturité complète (fig. 32).

Au cours du développement, les membranes des cellules de la zone interne se gélifient, et subissent une résorption à peu près complète, de sorte qu'à l'état mûr, on ne retrouve qu'une mince couche membraniforme sans structure (fig. 32).

Nous nous sommes demandé quel était le sort réservé à l'oxalate de calcium, dans cette résorption si importante de tissu.

Si on compare deux coupes faites, l'une dans un ovaire jeune, au moment de la fécondation par exemple, et l'autre dans un fruit mûr, on est frappé de l'abondance des cristaux dans le premier cas, et de leur rareté dans les fruits mûrs (fig. 32 et 34). Au premier abord, on conclurait volontiers à une résorption de l'oxalate de calcium. Nous verrons, à propos du contenu cellulaire, qu'il n'en est rien.

Le nombre des assises de cellules de la zone externe n'augmente pas considérablement au cours du développement, on constate un simple allongement des cellules, et la sclérification de leurs membranes (fig. 35).

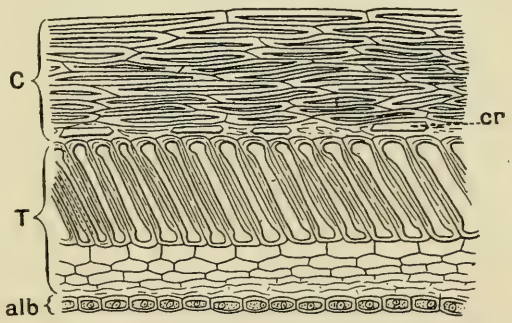


Fig. 35. — *Centaurea cirrhata.* Coupe longit. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *cr*, cristaux d'oxalate plongés dans la couche membraniforme ; *T*, tég. sém. dont l'épid. externe est incliné sur la tangente ; *alb*, assise protéique. — Gr. : 480.

On trouve ici, comme chez le *Sonchus*, deux cordons conducteurs au niveau des sutures carpellaires. Ces cordons, logés dans deux légères dépressions correspondantes du tégument, font saillie à l'intérieur de l'ovaire, et sont composés de cellules à membranes gélifiées et à cavités réduites. La gélification de ces membranes a été mise en évidence par Guignard (1)

(1) Guignard, Recherches sur le développ. de la graine et en particulier du tég. séminal (*J. de Bot.*, p. 306, Paris, 1893).

chez le *Senecio*, à l'aide de l'oxychlorure de ruthénium ammoniacal. Ces cordons sont en grande partie résorbés pendant la maturation ; on en retrouve cependant des restes assez facilement visibles, surtout après l'action du réactif combiné (carmin aluné et vert d'iode), qui communique à ces organes une coloration rouge, et aux tissus environnants une coloration verte.

La structure de ces organes est identique à celle figurée plus loin pour l'*Echinops* et le *Carthamus* (fig. 36 et 37).

Le genre *Cynara* peut aussi servir de type au développement du péricarpe, comme à celui du tégument séminal des Tubuliflores étudiées (Voy. p. 88).

CARACTÈRES DISTINCTIFS PRÉSENTÉS PAR LE *SONCHUS* ET PAR LE *CENTAUREA* PRIS COMME TYPES

Plusieurs caractères distinguent nettement le *Sonchus* du *Centaurea*, et, par comparaison, les Liguliflores des Tubuliflores étudiées. Ce sont d'abord des caractères tirés du péricarpe. Les Liguliflores ne présentent pas la division de la paroi ovarienne en deux zones, qui caractérise le *Centaurea* et la plupart des Tubuliflores-Cynarées. L'oxalate de chaux, si abondant dans la zone interne de la paroi ovarienne des plantes de cette dernière tribu, fait complètement défaut chez le *Sonchus* et les Liguliflores en général. Le péricarpe des Tubuliflores-Cynarées contient souvent des canaux sécréteurs dont l'absence est générale chez toutes les Liguliflores.

Quant au tégument, l'allongement radial et la sclérification des cellules épidermiques caractérisent suffisamment le *Centaurea* et la plupart des Tubuliflores étudiées, et les distinguent nettement des Liguliflores, qui, toutes, ont un tégument pourvu d'un épiderme à éléments le plus souvent très petits, formant une assise très régulière.

Variations importantes présentées par le tégument et le péricarpe.

Les caractères présentés par le développement et la structure définitive des deux Composées étudiées comme types, se

retrouvent, au moins dans ce qu'ils ont d'essentiel, chez la plupart des Tubuliflores, et nous pouvons dire chez presque toutes les Liguliflores étudiées, puisque les genres *Scolymus*, *Cichorium* et *Catananche* font seuls exception. Encore ces genres présentent-ils beaucoup de caractères des Liguliflores.

Nous aurons cependant, en décrivant les genres et les espèces, l'occasion de signaler quelques exceptions aux règles établies à propos du *Sonchus* et du *Centaurea*. Ainsi, tandis que l'*Helianthus annuus* présente une ramification du faisceau du tégument en trois branches sous la chalaze (1), chez les *Echinops*, les *Crupina*, le tégument présente parfois, en section transversale, plus de dix faisceaux libéro-ligneux. Dans l'*Onoseris corymbosa*, au contraire, le faisceau du raphé s'arrête sous la chalaze, de sorte qu'en coupe transversale on n'observe qu'une seule section de ce faisceau.

Pour le péricarpe, la vascularisation est sujette à des variations dans les deux groupes. Les deux espèces types, précédemment décrites, ont chacune quatre faisceaux, dont deux au niveau des nervures médianes des carpelles, et deux autres au niveau des sutures marginales. On trouve souvent un plus grand nombre de faisceaux, en coupe transversale. Ce nombre peut varier pour un même fruit, avec le niveau de la coupe, les coupes inférieures étant plus riches que celles pratiquées dans la partie supérieure de l'akène.

Les cordons conducteurs du tube pollinique, situés ordinairement à peu près au niveau des sutures, peuvent se rapprocher dans certains cas de la nervure médiane des carpelles. Le volume et la structure de ces cordons peuvent varier.

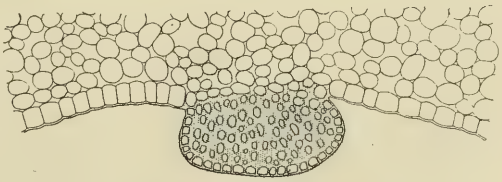


Fig. 36. — *Echinops sphærocephalus*. Coupe transv. de la paroi de l'ovaire jeune, montrant l'un des cordons de tissu conducteur. — Gr. : 240.

Ceux des *Echinops*, des *Carthamus*, des *Scorzonera*, des *Crepis* et des *Lactuca* que nous représentons ici (fig. 36, 37, 38.

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*

39 et 40), donnent une idée des variations que peuvent présenter ces organes.

Le carpelle postérieur qui est ordinairement stérile, s'est

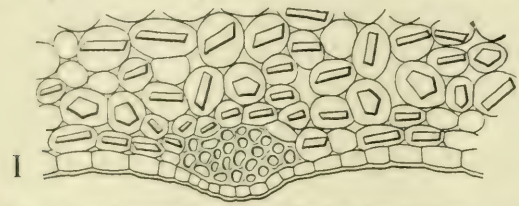


Fig. 37 (I). — *Carthamus tinctorius.* Cordon conducteur. — Gr. : 480.

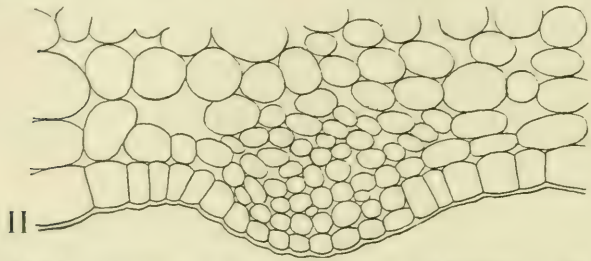


Fig. 38 (II). — *Scorzonera hispanica.* Cordon conducteur. — Gr. : 600.

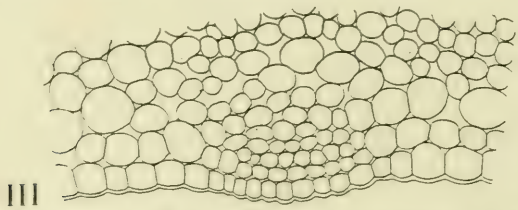


Fig. 39 (III). — *Crepis biennis.* Cordon conducteur. — Gr. : 480.

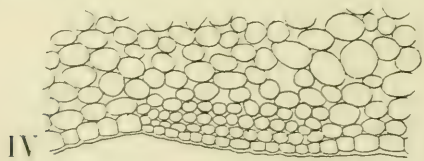


Fig. 40 (IV). — *Lactuca perennis.* Cordon conducteur. — Gr. : 480.

montré fertile dans un cas. Ce fait, observé chez le *Serratula coronata*, est purement accidentel, même dans cette espèce.

Nous avons parfois observé une disposition particulière des carpelles. Ainsi les genres *Hyoseris* et *Scolymus* ont leurs carpelles latéraux, de sorte que, par rapport au plan de symétrie de la corolle, l'ovule d'abord et l'embryon ensuite occupent une position perpendiculaire.

La position de l'embryon est à peu près invariable dans la famille, et les cotylédons sont situés de part et d'autre du plan de symétrie de l'ovule générateur. Toutefois, chez quelques Liguliflores (*Scorzonera*, *Tragopogon*), l'embryon peut occuper une position quelconque par rapport au même plan de symétrie.

L'albumen n'est ordinairement représenté, à la maturité, que par une ou deux assises protéiques. Nous avons cependant observé chez le *Schlechtendalia luzulæfolia*, la présence d'une grande quantité d'albumen dans la graine mûre, accompagné de deux petits cotylédons.

Nous verrons, en décrivant les genres et espèces, que la résorption du tégument au cours du développement, peut aller jusqu'à celle de l'épiderme externe; de sorte que dans ces cas assez rares, la couche protéique peut se trouver au contact du péricarpe.

Les variations de second ordre rencontrées seront indiquées à propos de chaque genre ou espèce. Elles intéressent l'appareil sécréteur, l'appareil protecteur, l'appareil de soutien, le nombre des assises d'albumen persistant à la maturité, etc...

CONTENU CELLULAIRE

Inuline. — Nous n'avons jamais rencontré d'amidon dans le péricarpe et le tégument des plantes que nous avons étudiées. L'inuline est l'hydrate de carbone de réserve ; nous l'avons vue souvent se déposer sous forme de sphérocristaux, dans nos préparations glycérinées. Le tégument jeune des *Scolymus* s'est montré particulièrement riche à cet égard.

Oxalate de chaux. — L'oxalate de chaux est très abondant dans la partie interne de la paroi ovarienne jeune, chez presque toutes les Tubuliflores-Cynarées, en tous cas chez toutes les Carduinées et toutes les Centauréinées étudiées. Il existe souvent dans le parenchyme tégumentaire des deux tribus. Mais, chez les Liguliflores, il est souvent localisé dans l'assise sous-épidermique du tégument séminal, dont chaque cellule contient un cristal prismatique, souvent petit, mais nettement visible entre nicols croisés.

La forme cristalline de ce sel est variable. Dans la plupart des Tubuliflores, les cristaux du péricarpe appartiennent au système quadratique. Les prismes sont souvent terminés par des pyramides, et on peut observer des octaèdres quadratiques.

Souvent, dans le tégument, et parfois aussi dans le péricarpe (*Catananche*), on observe des cristaux appartenant au système monoclinique. Ils sont assez fréquemment mâclés suivant la facette de modification dont la notation est h^1.

Nous avons dit plus haut (p. 69) que la proportion d'oxalate de chaux paraît diminuer dans le péricarpe des Tubuliflores au cours du développement. Nous nous sommes demandé s'il y avait bien là une résorption de ce sel.

Pour trancher la question, nous avons effectué deux dosages d'oxalate. Un premier a été effectué sur 510 ovaires jeunes de *Cynara scolymus*, bien débarrassés des pièces du périanthe, et correspondant au poids frais de *quatre* grammes, donnant un poids sec de *un* gramme. La longueur de l'ovaire variait de *deux* à *trois* millimètres. Le second dosage a porté sur 510 fruits mûrs, débarrassés de l'embryon, convenablement divisés et pesant, y compris l'embryon, *trente-deux grammes et demi*.

Le traitement chimique a consisté en un contact prolongé avec de l'acide chlorhydrique dilué à un dixième, et en une précipitation de l'oxalate de chaux dissous, au moyen d'un excès d'acétate de soude. Le précipité recueilli a été lavé, séché, calciné, et transformé, par addition de sulfate d'ammoniaque et calcination nouvelle, en sulfate de chaux que nous avons pesé.

Le poids d'oxalate, calculé à partir de la chaux du sulfate, correspond, pour les ovaires jeunes, à $0^{gr},02$, et pour les fruits mûrs, à $0^{gr},085$.

Ces dosages, répétés sur le *Cynara cardunculus*, nous ont conduit à des résultats de même ordre.

On peut déduire des faits qui précèdent, que l'oxalate de calcium, loin de disparaître, s'accumule pendant la maturation. La diminution apparente de ce sel s'explique par l'accroissement considérable de la surface du fruit qui, joint à la résorption de la zone interne du péricarpe, a entraîné la dissémination des cristaux. L'augmentation de la quantité d'oxalate est due aussi,

en partie, à un nouveau dépôt de ce corps dans le parenchyme tégumentaire au cours du développement.

Ce fait donne à penser que le dosage chimique de ce sel aurait dû être fait, par les divers auteurs qui ont agité la question de sa valeur au point de vue physiologique.

Quelques-uns émettent des opinions très nettes, et signalent des observations tendant à faire de l'oxalate de chaux une matière de réserve. Il en est ainsi de Krauss (1), de Schimper (2), de Wahrlich (3) qui dit avoir observé des cristaux corrodés dans les cotylédons du Lupin.

D'autres auteurs, Amar (4) en particulier, qui a fait une étude approfondie de son rôle dans la nutrition des végétaux, le considère comme un produit d'excrétion. C'est ainsi que doit être considéré l'oxalate que nous avons rencontré dans l'ovaire et le fruit des Composées.

Appareil sécréteur. — 1° *Externe.* — L'appareil sécréteur externe est représenté par des poils, ordinairement pluricellulaires unisériés, et terminés par une tête uni ou pluricellulaire dont le produit de sécrétion s'accumule sous la cuticule.

2° *Interne.* — De nombreuses Tubuliflores possèdent des canaux sécréteurs dans le péricarpe. Ils sont localisés dans la région endodermique des faisceaux. Parfois cependant, la région interfasciculaire est occupée par une couche continue d'organes secréteurs, que nous aurons l'occasion d'étudier à propos des genres *Carduncellus* et *Carthamus*.

Dans le genre *Cynara*, nous avons mis en évidence l'existence de canaux secréteurs endodermiques, et aussi celle de cellules sécrétrices peu nombreuses dans la région oxalifère.

Chez les Liguliflores, l'appareil sécréteur n'est représenté que dans un petit nombre de genres. Les péricarpes des *Scorzonera*, des *Tragopogon*, et de l'*Helminthia* étudié, sont les seuls pourvus de laticifères parmi les Liguliflores.

(1) Krauss, Ueber calcium oxalat etc... (*Bot. Cent.* XLIX).

(2) Schimper (*Bot. Zeit.*, 1888-1890).

(3) Wahrlich, Ueber calcium oxalat in der Pflanzen (*Inaug. dissert.*, Marburg 1892).

(4) Amar, Sur le rôle de l'oxalate de chaux dans la nutrition des végétaux (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 8e série, t. XIX, 1904).

Le tégument séminal s'est toujours montré dépourvu d'organes sécréteurs, aussi bien chez les Tubuliflores que chez les Liguliflores.

Pour terminer l'étude de l'appareil sécréteur, nous nous sommes demandé à quel niveau s'éteignent les organes de sécrétion, en particulier les laticifères, chez les Liguliflores.

Nous avons fait des coupes longitudinales, intéressant à la fois le capitule et l'axe qui le supporte, dans deux espèces, *Hypochœris radicata* et *Hieracium murorum*, dont les laticifères de la tige se colorent fortement par l'orcanette. Nous avons pu constater que ces organes, très nombreux dans la région péricyclique de l'axe, s'incurvent à leur entrée dans le réceptacle en même temps que les éléments du tissu conducteur, et arrivent à la périphérie du capitule pour s'engager dans les bractées. Les branches libéro-ligneuses qui se détachent des faisceaux principaux, et se ramifient à leur tour au sein du réceptacle, fournissent ainsi un lacis épais extrêmement pauvre en laticifères. En tous cas, on ne trouve jamais de laticifères dans les branches qui quittent le réceptacle pour se rendre dans les parois de l'ovaire.

CHAPITRE III

DESCRIPTION DU PÉRICARPE ET DU TÉGUMENT SÉMINAL DANS LES GENRES ET ESPÈCES ÉTUDIÉS

COMPOSÉES TUBULIFLORES — CYNARÉES

Sous-tribu des Échinopsidinées.

Genre **Echinops** L.

Péricarpe. — La paroi de l'ovaire jeune est homogène vers l'extérieur, lacuneuse vers l'intérieur, et dépourvue d'oxalate de chaux. L'épiderme porte de nombreux poils pluricellulaires. Dans le sein du parenchyme sont plongés cinq faisceaux libéro-ligneux, correspondant à cinq côtes peu prononcées (fig. 41). Sur le bord interne, on rencontre deux énormes bourrelets formés de cellules à membranes gélifiées, et à cavités très réduites et arrondies (fig. 36 et 41). Pendant la maturation, la zone lacuneuse ainsi que l'épiderme interne et les cordons conducteurs sont résorbés. On retrouve un épiderme externe assez fortement cutinisé, et pourvu de très nombreux poils pluricellulaires apprimés (fig. 42), un petit nombre d'assises sous-épidermiques, et les faisceaux libéro-ligneux (fig. 43).

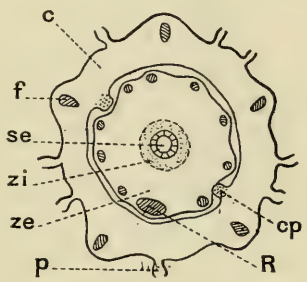


Fig. 41. — *Echinops spœhrocephalus.* Coupe transv. de l'ovaire jeune : *C*, paroi de l'ovaire; *f*, faisceau carpellaire ; *cp*, cordon conducteur ; *p*, poil; *ze*, zone ext. du tég. ovulaire; *R*, faisceau du raphé de l'ovule qui se ramifie sous la chalaze en un nombre considérable de branches; *zi*, zone int.; *se*, sac embryonnaire. — Gr. : 25.

Tégument. — Le tégument séminal est divisé en deux zones présentant les caractères et le développement précédemment décrits pour le *Centaurea* et le *Sonchus*. La vascularisation est ici plus riche. Le faisceau du raphé se ramifie au-dessous de la chalaze en un nombre considérable de branches; nous avons compté jusqu'à dix faisceaux dans une coupe transversale passant par le milieu du sac (fig. 41).

A la maturité, l'épiderme du tégument est formé de cellules à membranes lignifiées et minces, légèrement allongées dans le sens tangentiel ; au-dessous, un très petit nombre d'assises de cellules. Les faisceaux persistent et se retrouvent facilement. La zone interne membraniforme, représentant la partie du tégument résorbée, est limitée par deux assises protéiques (fig. 43).

Nous devons attirer l'attention sur l'absence complète d'oxalate dans la partie interne du péricarpe de toutes les espèces de ce genre. Le péricarpe est également dépourvu d'organes sécréteurs.

Gerdts (1) a manifestement confondu ce qui reste du tégument séminal à la maturité, avec le péricarpe. Il a aussi commis une erreur, en disant que tout le tégument est résorbé, sauf l'épiderme interne, qu'il confond expli-

Fig. 42. — *Echinops sphærocephalus.* Poil tecteur du péricarpe. — Gr. : 85

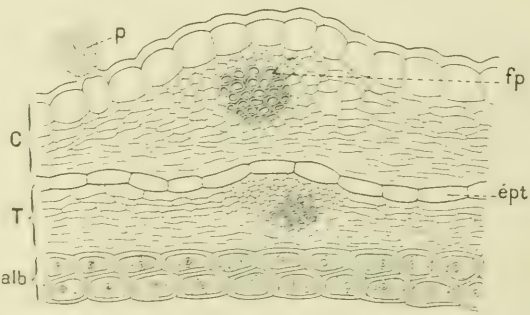


Fig. 43. — *Echinops sphærocephalus.* Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *fp*, paquet de fibres ; *p*, poil tecteur ; *T*, tégument séminal ; *épt*, épid. ext. du tég. ; *alb*, couche protéique. — Gr. : 400.

citement avec les deux assises protéiques. L'auteur n'a pas suivi le développement dans ce genre, il n'a étudié que le fruit mûr. Or le péricarpe, très mince, se sépare très facilement du tégument pendant les manipulations. C'est, sans

(1) Gerdts (C. L.), *loc. cit.*

doute, à un accident de ce genre qu'il faut attribuer la méprise de l'auteur.

Les caractères précédents s'appliquent aux espèces suivantes : *E. bannaticus* Roch., *E. commutatus* Jur., *E. cornigerus* D.C., *E. exaltatus* Schr., *E. Gaillardoti* Boiss., *E. humilis* Bieb., *E. persicus* Stev., *E. vitro* L., *E. sphærocephalus* L., *E. spinosus* L.

Ce genre est nettement caractérisé par le nombre des faisceaux du tégument, la structure particulière et l'abondance des poils recouvrant le péricarpe, l'absence d'oxalate dans le péricarpe à tous les stades, et la persistance de deux grosses assises d'albumen.

Sous-tribu des Carlininées.

Genre **Xeranthemum** Tourn.

Péricarpe. — L'épiderme externe produit des poils jumeaux, munis à la base d'un bourrelet de cellulose. Ces poils naissent aux dépens d'une seule cellule épidermique, et sont munis d'un pied unicellulaire, surmonté de deux cellules très allongées, à cavités très réduites, accolées sur toute leur longueur, sauf au sommet qui présente deux lobes acérés. Leur structure est la même que celle des poils de *Carline* (fig. 46). Dans le mésophylle carpellaire sont plongés cinq faisceaux libéro-ligneux. Les cordons conducteurs sont assez développés et présentent une structure analogue à ceux des *Echinops* (fig. 36). On observe de bonne heure la sclérification du tissu de la paroi ovarienne, en de nombreux points séparés par un parenchyme très lacuneux. Les massifs scléreux ainsi produits sont de forme et de volume assez réguliers ; ils renferment souvent un ou plusieurs petits groupes de cellules à membrane mince et cellulosique, qui ne représentent nullement des îlots libériens. Ces massifs sont de forme identique à celui figuré plus loin pour le *Chardinia* (fig. 44), et s'étendent, à la maturité, de la limite interne jusqu'à une faible distance de l'épiderme externe.

On ne retrouve pas de traces des cordons conducteurs à la maturité. Les cellules épidermiques sont remplies d'une

substance jaune, granuleuse, qui résiste énergiquement à l'hypochlorite de soude.

Il n'existe aucun organe de sécrétion.

Tégument. — Le développement du tégument séminal suit la règle générale. Le faisceau décrit la boucle typique. L'épiderme externe prend un léger développement radial et se

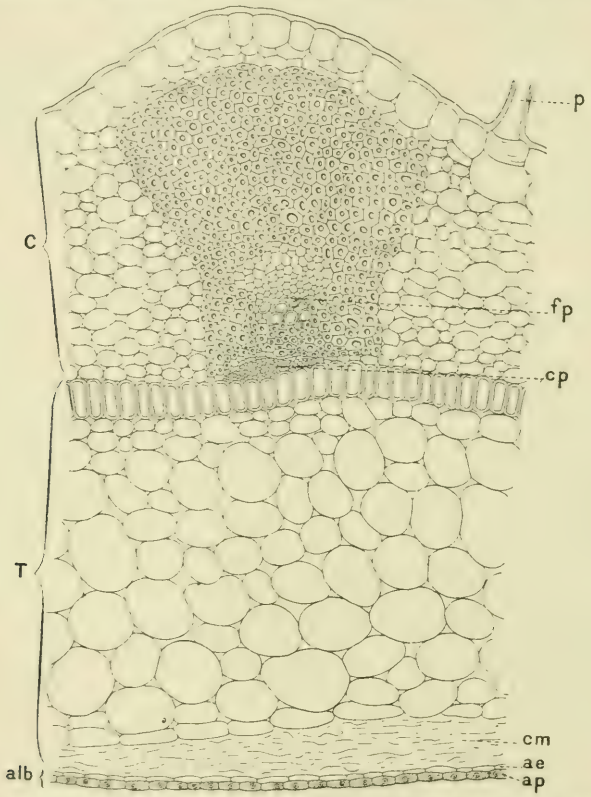


Fig. 44. — *Chardinia Xeranthemoides.* Coupe transv. du fruit un peu avant la maturité : *C*, péricarpe; *fp*, faisceau libéro-ligneux inclus dans une masse fibreuse; *cp*, cordon conducteur : *p*, poil; *T*, tégument; *cm*, couche membraniforme; *alb*, albumen comprenant l'assise externe de l'albumen *ae*, et l'assise protéique *ap*, qui persiste seule à la maturité. — Gr. : 240.

sclérifie pour ressembler exactement à celui du *Chardinia* (fig. 44). On remarque, un peu avant la maturité, à l'intérieur de la couche membraniforme, la persistance de deux assises. L'assise externe est absolument vide, ses cellules sont d'un volume inférieur à celui des cellules de l'assise interne, les membranes sont très minces et un peu ondulées. Les cellules

de l'assise interne, plus grandes, ont un contenu très riche et des membranes plus épaisses. L'assise externe n'est plus visible à maturité complète, et on observe une seule assise protéique.

L'emploi du microscope polarisant permet de déceler quelques cristaux d'oxalate à la maturité.

Les caractères précédemment décrits se retrouvent chez les *X. annuum* L., *X. cylindraceum* Sm., *X. inapertum* Willd.

Genre **Chardinia**.

Tout ce qui a été dit à propos des *Xeranthemum* peut se répéter pour le *Chardinia Xeranthemoides* Desf., à l'exception des poils qui sont parfois simples, unicellulaires, toujours obtus au sommet qui se termine par une pointe mousse (fig. 45). De plus, la paroi ovarienne jeune renferme environ quatorze faisceaux, au lieu de cinq chez les *Xeranthemum*. Les paquets de fibres étant au nombre de vingt, il s'ensuit que la plupart de ces paquets présentent des restes de bois et de liber. La même figure (fig. 44), à l'exception des poils (fig. 45), s'applique aussi bien au genre *Xeranthemum* qu'au *Chardinia*. L'oxalate existe en petits prismes dans le tégument jeune. On n'en trouve à aucun moment dans le péricarpe.

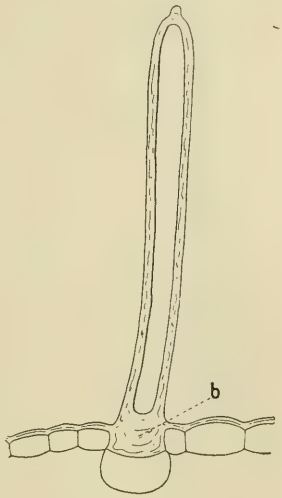


Fig. 45. — *Chardinia Xeranthemoides*. Poil tecteur du péricarpe ; *b*, bourrelet de cellulose à la base du poil. — Gr. : 240.

Il n'existe aucun organe de sécrétion.

Genre **Carlina** L.

Péricarpe. — L'épiderme externe porte de nombreux poils jumeaux (1). Ces poils sont formés d'un pied unicellulaire, supportant deux cellules très allongées et accolées sur toute leur longueur, sauf à l'extrémité qui est fourchue. Les cavités cellulaires sont très réduites (fig. 46).

(1) Nous donnerons désormais le nom de poils jumeaux aux poils construits sur le type des poils de *Carlina*.

Le mésophylle carpellaire, d'abord homogène, devient lacuneux, surtout dans la partie interne. Les deux cordons conducteurs sont assez développés, et présentent la même structure que ceux des *Echinops* (fig. 36). Dans une coupe faite à

Fig. 46. — *Carlina acaulis*. Poil tecteur du péricarpe. — Gr. : 110.

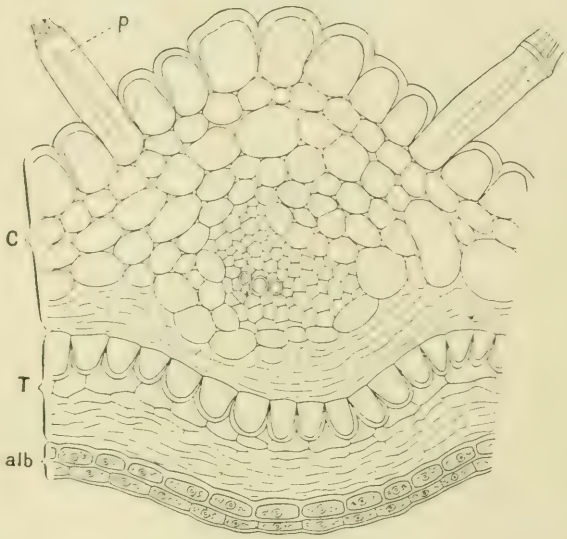


Fig. 47. — *Carlina acaulis*. Coupe transv. du fruit mûr : C, péricarpe; *p*, poil; *T*, tégument dont l'épiderme externe possède des épaississements en fer à cheval ; *alb*, couche protéique. — Gr. : 320.

mi-hauteur, on rencontre ordinairement sept faisceaux libéro-ligneux.

Plus tard, la partie externe de la membrane épidermique s'épaissit, pendant que la région la plus interne du péricarpe est écrasée et résorbée. On ne retrouve pas de traces des cordons conducteurs. L'oxalate fait défaut à tous les stades. Il n'existe aucun organe sécréteur dans le péricarpe.

Tégument. — Le développement suit la règle générale. Le faisceau libéro-ligneux franchit la chalaze pour former une boucle. Les cellules épidermiques s'épaississent en fer à cheval à concavité tournée vers l'extérieur (fig. 47).

On trouve à la maturité, une ou deux assises sous-épidermiques persistantes, une couche membraniforme et deux assises protéiques, dont l'interne est parfois aplatie et peu apparente.

Le microscope polarisant permet d'y déceler quelques petits prismes d'oxalate. Nous avons suivi dans ce genre le développement complet de l'albumen. Il se forme un suçoir comme pour le *Sonchus*, et sa résorption est accompagnée de celle de l'assise externe de l'albumen, dans les régions latérales du sac. On ne retrouve pas de traces de cette assise à maturité complète.

Ce qui vient d'être dit s'applique aux deux espèces étudiées : *C. acaulis* L., *C. vulgaris* L.

Genre **Atractylis** L.

Péricarpe. — Le péricarpe de l'*Atractylis cancellata* L., unique espèce étudiée, est essentiellement constitué comme celui du *Centaurea* pris comme type. On y trouve en effet, à l'état jeune, deux zones, l'externe à peu près homogène, l'interne oxalifère et résorbée pendant le développement. L'oxalate de chaux se présente sous forme de fines aiguilles prismatiques, fait assez particulier, car dans la plupart des Tubuliflores l'oxalate est en cristaux prismatiques très développés. L'épiderme externe est pilifère, et les poils sont parfois unicellulaires. Le plus souvent cependant ce sont des poils jumeaux, de structure analogue à ceux de *Carlina* (fig. 46). Les cordons conducteurs ne présentent rien de particulier.

Tégument. — Le développement du tégument suit la règle générale. L'épiderme externe conserve à la maturité une structure qui ne le différencie pas des assises sous-jacentes. L'ensemble comprend, en effet, cinq ou six assises de cellules, dont les membranes ont subi des épaississements et une lignification, suivant une ligne spirale très surbaissée. Le faisceau libéro-ligneux s'arrête sous la chalaze, de sorte qu'en coupe transversale on n'observe qu'un faisceau.

On peut déceler, entre nicols croisés, quelques fins cristaux d'oxalate à l'état jeune et à la maturité. La couche interne membraniforme du tégument mûr, est limitée par une seule assise protéique. L'assise externe de l'albumen disparaît complètement au cours du développement.

Sous-tribu des Carduinées.

Genre **Lappa** Juss. (= **Arctium** L).

Péricarpe. — Le développement du péricarpe suit une marche identique à celle décrite pour le *Centaurea*. Les cristaux de la zone interne sont bien développés. On trouve six faisceaux plongés dans la zone externe. Les cellules de l'épiderme externe grandissent, tout en restant à peu près cubiques, à parois cellulosiques et minces, puis cuticularisent fortement leurs membranes. La zone externe est formée de petits éléments dont les membranes se sclérifient légèrement.

A la maturité, on retrouve nettement la place de chaque faisceau, grâce au liber qui a été respecté par la sclérification. Dans le même parenchyme scléreux, on rencontre de très petits îlots de cellules à membranes minces et cellulosiques. Les cordons conducteurs possèdent la structure décrite au sujet des *Echinops* (fig. 36) ; ils sont cependant beaucoup moins développés que dans ce dernier genre, et on en trouve des restes à la maturité. Il n'existe aucun organe sécréteur. Le fruit est glabre.

Tégument. — Le développement du tégument est calqué sur celui du *Centaurea*. La zone externe de l'ovule jeune est très oxalifère, et contient la boucle vasculaire. L'épiderme externe s'allonge radialement et prend une structure analogue à celle décrite et figurée pour le *Centaurea*. On peut trouver, à la maturité, jusqu'à dix assises sous-épidermiques à membranes minces et lignifiées, limitées par une couche membraniforme résultant de la résorption des tissus internes, et enfin par une seule assise protéique.

Nous avons trouvé les caractères précédents dans les trois espèces étudiées : *L. major* Gaertn., *L. minor* Hill., *L. tomentosa* Lam.

Genre **Cousinia** Cass.

Péricarpe. — Le développement du péricarpe dans l'unique espèce étudiée (*C. histrix* Mey.), ressemble en tous points à celui du *Centaurea*. On y trouve huit à dix faisceaux plongés dans la zone externe, et assez nettement visibles à la maturité. Les

deux cordons conducteurs sont assez développés, et possèdent la structure figurée pour les *Echinops* (fig. 36). A la maturité, les cellules de l'épiderme externe sont de volume très irrégulier (fig. 48). On peut trouver des restes des deux cordons conducteurs. Le fruit est glabre.

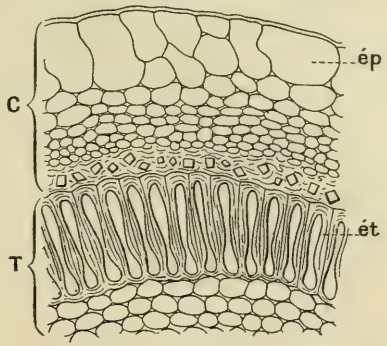


Fig. 48. — *Cousinia histrix*. Coupe transv. du fruit un peu avant la maturité complète : *C*, péricarpe ; *T*, tégument ; *ép*, épiderme externe du péricarpe ; *ét*, épid. ext. du tég. — Gr. : 385.

Tégument. — Le développement de cette tunique n'est caractérisé que par la différenciation de l'épiderme externe, qui prend la structure représentée par la figure 48. Au-dessous, on trouve quelques assises de cellules, puis une couche membraniforme, et enfin une seule assise d'albumen.

Genre **Saussurea** D.C.

Péricarpe. — Son développement présente les mêmes caractères que celui du *Centaurea*. La résorption de la zone interne oxalifère est complète, et intéresse même la zone externe, de sorte que l'épiderme du tégument séminal n'est séparé par endroits de l'épiderme externe du péricarpe, que par un très petit nombre d'assises de cellules et une couche interne membraniforme. Toutefois, au niveau des faisceaux, les tissus sont plus abondants. Les cellules de l'épiderme externe s'accroissent et cuticularisent leur membranes (fig. 49).

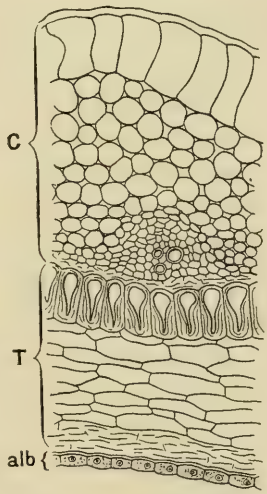


Fig. 49. — *Saussurea albescens*. Coupe transversale du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *T*, tégument ; *alb*, assise protéique. — Gr. : 385.

Les deux cordons conducteurs, assez développés à l'état jeune, se retrouvent à la maturité, logés dans les dépressions correspondantes du tégument.

Nous n'avons rencontré aucun organe sécréteur.

Tégument. — Le tégument ne présente rien de particulier au point de vue du développement général. L'épiderme externe subit un accroissement et un épaississement particuliers, représentés par la figure 49. Le faisceau libéro-ligneux décrit une boucle très nette. Il ne reste, à la maturité, que l'épiderme et quelques assises sous-épidermiques plus ou moins aplaties et résorbées, limitées à l'intérieur par une seule assise protéique.

Nous avons étudié une seule espèce, le *Saussurea albescens* Hook.

Genre **Jurinea** Cass.

Péricarpe. — Le développement de cette enveloppe est identique, dans ses grandes lignes, à celui du *Centaurea*. Les cellules de l'épiderme externe grandissent, prennent une structure analogue à celles du *Saussurea* (fig. 49), et se remplissent d'une substance granuleuse, jaune, très résistante vis-à-vis de l'hypochlorite de soude.

On observe une légère sclérification des membranes de la zone externe, dans laquelle on retrouve facilement les quatre faisceaux libéro-ligneux du péricarpe. On décèle, à la maturité, des restes des cordons conducteurs.

L'appareil sécréteur fait complètement défaut.

Tégument. — Le tégument est divisé, selon la règle, en deux zones. La résorption ne laisse, à la maturité, que quatre ou cinq assises de cellules sous-épidermiques. L'épiderme subit un développement et une sclérification analogues à celui du tégument du *Saussurea* (fig. 49). Le faisceau forme une boucle très nette. L'oxalate fait défaut. On observe à la maturité une seule assise protéique.

Nous avons observé des caractères identiques dans les trois espèces suivantes : *J. alata* Cass., *J. ambigua* D.C., *J. polyclonos* D.C.

Genre **Carduus** L.

Péricarpe. — Le péricarpe est constitué, selon la règle, par deux zones : l'interne, oxalifère, très développée ; l'externe, renfermant quatre faisceaux libéro-ligneux. La zone interne est

résorbée ; la zone externe est elle-même fortement réduite et aplatie, de sorte qu'au-dessous de l'épiderme on ne retrouve finalement qu'un très petit nombre d'assises cellulaires. Les cellules de l'épiderme externe sont grandes et à cuticule épaisse (fig. 50).

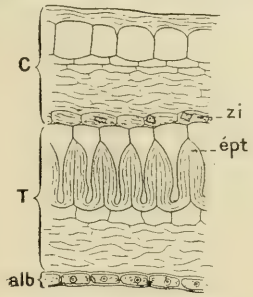


Fig. 50. — *Carduus tenuiflorus*. Coupe transv. du fruit mûr : *C*, paroi du fruit; *T*, tégument; *épt*, épid. ext. du tég. ; *zi*, zone int. écrasée contenant les cristaux; *alb*, assise protéique. — Gr. : 320.

Tégument. — L'épiderme externe du tégument prend une structure représentée par la figure 50. La résorption du parenchyme tégumentaire est presque complète. On observe à l'intérieur une seule assise protéique.

Nous avons suivi dans le *Carduus crispus* L. le développement de l'assise externe de l'albumen, qui présente les mêmes caractères que dans le *Sonchus*.

Les caractères précédents s'observent dans les espèces suivantes : *C. acanthioides* L., *C. crispus* L., *C. argentatus* L., *C. tenuiflorus* Curt., *C. defloratus* L., *C. Kerneri* Sim., *C. personata* Jacq.

Genre **Cirsium** D.C. (= **Cnicus** L.).

Péricarpe. — Dans ce genre, on remarque à l'état jeune, une paroi ovarienne composée des deux zones typiques, dont l'interne, oxalifère, assez développée, est résorbée presque complètement. Au sein de la zone externe sont plongés quatre faisceaux libéro-ligneux, qu'on retrouve, à la maturité, entourés de tissu sclérifié. L'épiderme seul conserve ses membranes radiales minces et cellulosiques, caractère qui distingue les *Cirsium* des *Centaurea*, dont le péricarpe est entièrement sclérifié, y compris l'épiderme. Les cordons conducteurs, assez développés, présentent la même structure que ceux des *Echinops* (fig. 36).

L'appareil sécréteur fait complètement défaut à tous les stades.

Tégument. — Son développement est normal. L'épiderme externe est fortement développé dans le sens radial, et prend, à la maturité, une structure analogue à l'épiderme des *Cen-*

taurea (fig. 32). Pourtant la coupe tangentielle, montrant les cellules épidermiques vues de face et à mi-hauteur, permet de différencier nettement les *Cirsium* (fig. 51) des *Centaurea* (fig. 33). Les *Cnicus* ne diffèrent pas à cet égard des *Cirsium*, ce qui n'est pas fait pour nous surprendre, l'anatomie venant ici appuyer les données morphologiques. Tous les *Cirsium* étudiés ont, en effet, un synonyme dans le genre *Cnicus*.

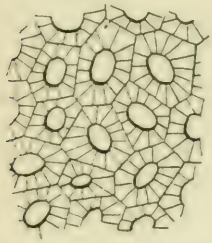


Fig. 51. — *Cirsium Diacantha*. Coupe tangentielle montrant les cellules de l'épid. ext. du tég., vues de face et à mi-hauteur environ. — Gr. : 480.

Le faisceau nourricier forme une boucle très nette. On rencontre de l'oxalate en petits prismes à tous les stades. Le tégument est bordé intérieurement par l'assise protéique unique.

Les espèces appartenant à ce genre, et dont les noms suivent, présentent les caractères précédents : *C. acaule* Web., *C. acarna* Moench., *C. anglicum* D.C., *C. arvense* Scop., *C. bulbosum* D.C., *C. ciliatum* Bieb., *C. Diacantha* D.C., *C. eriophorum* Scop., *C. monspessulanum* Hill., *C. oleraceum* All., *C. palustre* Scop., *C. pannonicum* Link., *C. Wiedemanni* Fisch.

Genre **Cynara** L.

Péricarpe. — Cette enveloppe, très épaisse et divisée en deux

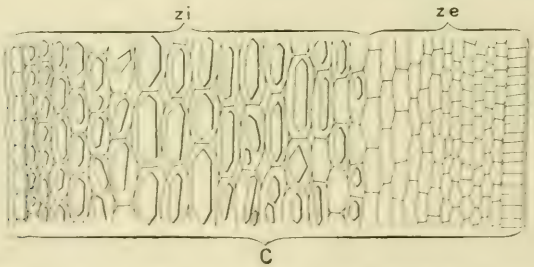


Fig. 52. — *Cynara cardunculus*. Coupe longit. de la paroi de l'ovaire très jeune : *C*, paroi de l'ovaire; *ze*, zone ext. dépourvue d'oxalate; *zi*, zone int. riche en cristaux très développés et presque toujours intacts. — Gr. : 240.

zones dans l'ovaire jeune, renferme, dans sa zone interne, de l'oxalate en énormes prismes quadratiques, souvent terminés par des pyramides (fig. 52). L'épiderme interne est interrompu

par les deux cordons conducteurs des tubes polliniques qui présentent les caractères ordinaires. La membrane de cet épiderme est épaissie dans la région qui touche le tégument (fig. 53). La zone externe renferme quatre faisceaux, qui occupent

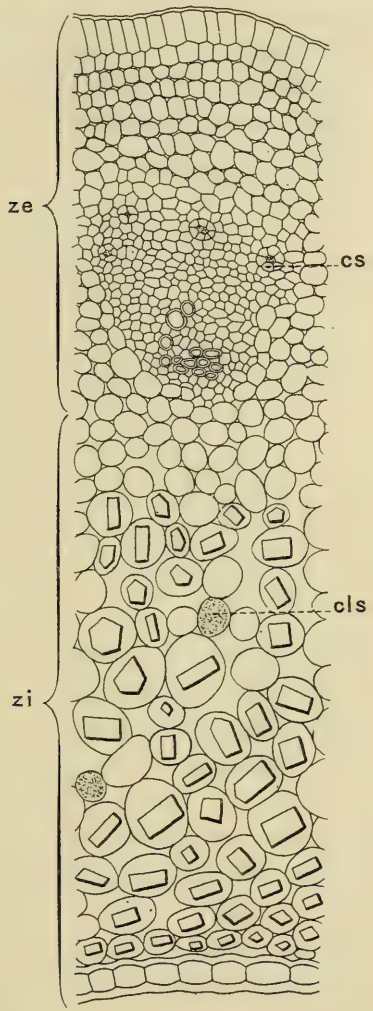


Fig. 53. — *Cynara cardunculus.* Coupe transv. de la paroi de l'ovaire très jeune : *ze*, zone ext. sans cristaux ; *cs*, canaux sécréteurs endodermiques ; *zi*, zone int. riche en cristaux d'oxalate plus ou moins mutilés par la coupe ; *cls*, cellule sécrétrice. — Gr. : 385.

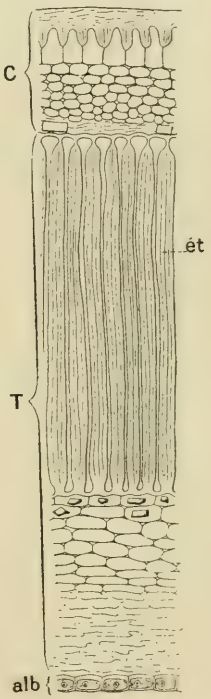


Fig. 54. — *Cynara cardunculus.* Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *T*, tégument ; *ét*, épid. ext. du tég. ; *alb*, assise protéique. — Gr. : 240.

des places identiques à ceux des *Centaurea*. On trouve dans cette même zone des canaux sécréteurs, localisés surtout dans la région endodermique des faisceaux. Pendant la résorption de la zone interne, l'épiderme externe du péricarpe subit un accrois-

sement particulier, et offre finalement la structure représentée par les figures 54 et 55.

Tégument. — Le développement suit exactement la règle établie à propos du *Centaurea*. L'allongement radial de l'épiderme externe commence au voisinage du micropyle et se propage peu à peu vers la région chalazienne. L'accroissement radial est suivi d'une

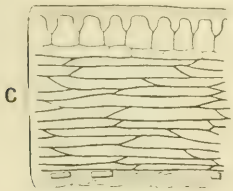


Fig. 55. — *Cynara cardunculus*. Coupe longit. du péricarpe mûr : *C*, paroi du fruit, dont la partie interne membraniforme renferme des cristaux d'oxalate. — Gr. : 240.

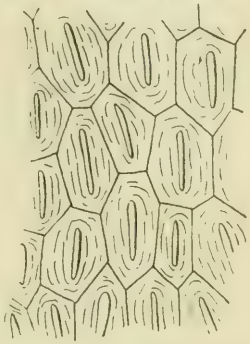


Fig. 56. — *Cynara cardunculus*. Coupe tangentielle, montrant les cellules de l'épid. ext. du tég. vues de face et sensiblement à mi-hauteur. — Gr. : 480.

sclérification intense (fig. 54). Il se dépose, au cours du développement, quelques cristaux d'oxalate de chaux dans les assises sous-épidermiques du tégument (fig. 54). La figure 56 montre l'apparence de l'épiderme externe vu de face, dans une coupe faite à mi-hauteur.

Le tégument séminal est limité intérieurement par une assise protéique unique. La vascularisation est identique à celle du *Centaurea*.

Nous avons observé ces caractères dans les quatre espèces étudiées : *C. cardunculus* L., *C. cardunculus* Willd., *C. corsica* Viv., *C. scolymus* L.

Genre **Silybum** Gaertn.

Péricarpe. — Nous serons bref sur le développement de la paroi ovarienne, qui suit la marche générale décrite dans les généralités consacrées au *Centaurea*.

Les cellules de la zone externe sont assez fortement sclérifiées à la maturité, à l'exception de l'assise sous-épiderme et de l'épiderme, qui subit un accroissement particulier (fig. 57) et

reste cellulosique. La zone externe contient d'assez nombreux faisceaux libéro-ligneux inégalement développés.

Les restes des cordons conducteurs sont assez facilement visibles à la maturité, mais toujours peu développés.

La paroi ovarienne ne renferme aucun organe sécréteur.

Tégument. — Nous n'avons à signaler qu'un fait particulier : c'est l'irrégularité de développement des cellules de l'épiderme externe, de sorte que la surface externe de cet épiderme est irrégulière. La face interne, au contraire, ne présente aucune irrégularité, et l'ensemble rappelle exactement ce que nous avons figuré plus loin pour l'*Onopordon* (fig. 60). La figure 57 représente d'ailleurs l'un de ces points irréguliers, où le parenchyme du péricarpe semble refouler le tégument séminal. Les dépressions ainsi formées sont ordinairement le lieu de réunion des cristaux d'oxalate, et des débris provenant de la destruction de la zone interne du péricarpe. Le faisceau libéro-ligneux forme une boucle très nette. Les quelques assises de cellules du tégument qui persistent à la maturité sont munies d'épaississements spiralés. Les cellules de ce parenchyme voisines de l'épiderme, renferment des cristaux d'oxalate assez développés. On trouve une seule assise protéique à la maturité.

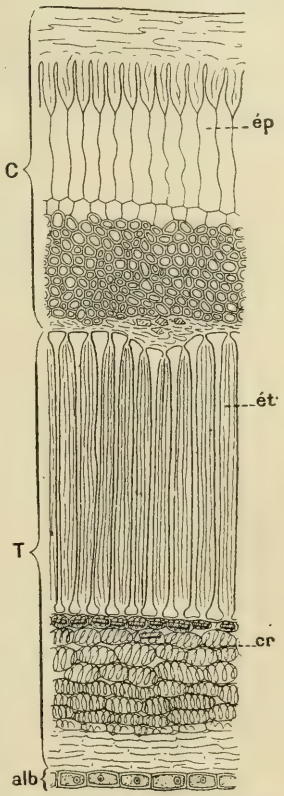


Fig. 57. — *Silybum marianum.* Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *ép*, épiderme du péricarpe ; *T*, tég. sém. ; *ét*, épid. du tég. ; *cr*, cristaux dans le tissu spiralé sous-épidermique ; *alb*, assise protéique. — Gr. 1/ 125.

Nous avons rencontré de semblables caractères dans les trois espèces étudiées : *S. eburneum* Coss., *S. marianum* Gaertn., *S. viride* Willd.

Genre **Galactites** Mönch.

Péricarpe. — Ce qui a été dit pour le *Centaurea* peut se répéter au sujet du développement du péricarpe de l'unique espèce étudiée, *G. tomentosa* Mönch.

La zone externe contient quatre faisceaux libéro-ligneux, munis chacun d'un très petit nombre de vaisseaux. Les cellules de cette zone conservent, à la maturité, une membrane cellulosique.

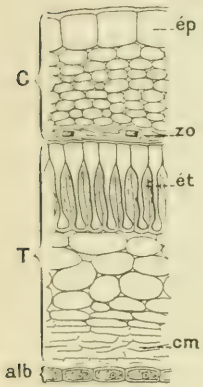


Fig. 58. — *Galactites tomentosa*. Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *ép*, épid. du péricarpe ; *zo*, zone int. oxalifère aplatie : *T*, tég. sém. : *ét*, épid. du tég. ; *cm*, couche int. membraniforme ; *alb*. assise protéique. — Gr. : 320.

Les cellules de l'épiderme externe (fig. 58) s'agrandissent considérablement et se gorgent d'une substance jaune, granuleuse, d'apparence analogue à celle que nous avons déjà signalée dans les mêmes cellules chez les *Jurinea*.

Les cordons conducteurs sont peu développés ; ils ont une structure rappelant celle des cordons de l'*Echinops* et du *Carthamus* (fig. 36 et 37).

L'appareil sécréteur n'est pas représenté dans la paroi ovarienne de cette espèce.

Tégument. — L'épiderme externe s'accroît dans le sens radial, et sclérifie ses membranes de façon à donner à cette assise un aspect particulier (fig. 58). On trouve, à la maturité, deux ou trois assises de cellules sous-épidermiques, contenant des cristaux d'oxalate assez développés, mais rares. La couche membraniforme est limitée à l'intérieur par une seule assise protéique.

Genre **Onopordon** L.

Péricarpe. — On trouve quatre faisceaux plongés dans la zone externe et situés, selon la règle, au niveau des deux nervures médianes et des deux sutures. Ces faisceaux sont entourés, à la maturité, d'une gaine scléreuse (fig. 59). Les cavités des cellules épidermiques, d'abord grandes, se réduisent par suite d'un épaississement considérable de la portion externe des mem-

branes. La zone interne est formée de petits éléments contenant de nombreux cristaux, et disparaît à peu près complètement à la maturité. A l'exception des faisceaux, tout reste cellulosique. Les cordons conducteurs ne sont plus visibles à la maturité.

Nous n'avons caractérisé aucun organe sécréteur.

Tégument. — Les cellules de l'épiderme externe s'allongent irrégulièrement dans le sens radial (fig. 60). Leurs membranes s'épaississent fortement en prenant l'aspect représenté par la figure 59. Le parenchyme sous-jacent est formé d'un nombre variable d'assises de cellules, à membranes épaissies et lignifiées suivant une ligne spirale à direction tangentielle.

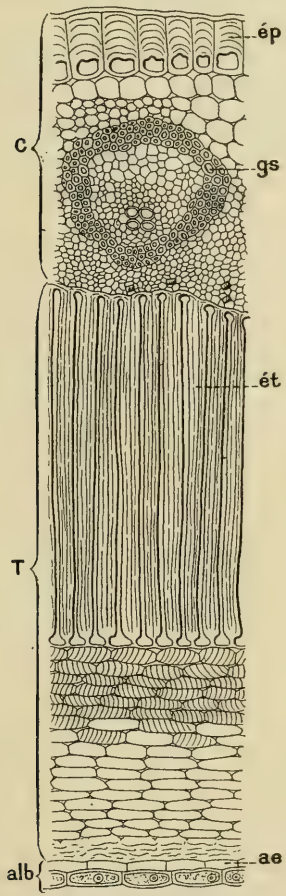


Fig. 59. — *Onopordon acanthium.* Coupe transv. du fruit un peu avant maturité complète : *C*, péricarpe ; *ép*, épid. ext. du péricarpe ; *gs*, gaine scléreuse protégeant le faisceau ; *T*, tégument ; *ét*, épid. du tég. ; *alb*, assise protéique accompagnée de l'assise externe de l'albumen incomplètement résorbée *ae*. — Gr. : 360.

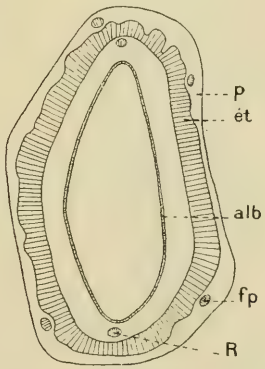


Fig. 60. — *Onopordon acanthium.* Coupe transv. du fruit presque mûr : *p*, péricarpe ; *fp*, faisceau carpellaire ; *ét*, épiderme du tégument ; *alb*, résidu de l'albumen ; *R*, faisceau du raphé. — Gr. : 18.

Les cellules les plus internes sont dépourvues d'épaississements spiralés, et permettent de passer insensiblement à la couche membraniforme.

Cette dernière est limitée intérieurement par deux assises : l'une, formée de cellules vides, qui est l'assise externe de l'albumen incomplètement résorbée; l'autre, qui est l'assise protéique, persistant seule à maturité complète.

Le faisceau du tégument suit la course habituelle, et dépasse la chalaze en formant une boucle très nette.

Les espèces suivantes nous ont présenté des caractères identiques, ce sont : *O. acanthium* L., *O. arabicum* L., *O. bracteatum* Boiss., *O. illyricum* L., *O. sibthorpianum* Boiss., *O. tauricum* Willd.

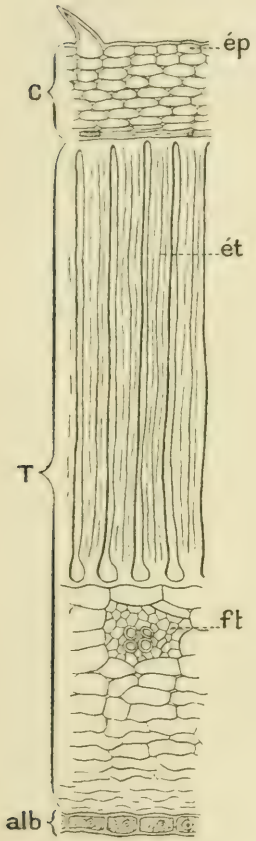


Fig. 61. — *Crupina crupinastrum*. Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *ép*, épiderme du péricarpe ; *T*, tégument ; *ét*, épid. du tég. ; *ft*, l'un des nombreux faisceaux du tég. ; *alb*, assise protéique. — Gr. — 480.

Sous-tribu des Centauréinées.

Genre **Crupina** Cass.

Péricarpe. — La zone externe renferme quatre faisceaux qu'on retrouve facilement à la maturité.

L'épiderme externe porte des poils courts unicellulaires, réunis par plages, au voisinage du point d'insertion des pièces du périanthe. Les membranes des cellules épidermiques restent cellulosiques à la maturité, pendant que la zone externe se lignifie, tout en conservant ses membranes minces. La zone interne, oxalifère, et les cordons conducteurs présentent les caractères ordinaires des Tubuliflores.

L'appareil sécréteur fait complètement défaut.

Tégument. — La zone externe du tégument présente une particularité intéressante, rencontrée déjà chez les *Echinops*.

Le faisceau du raphé, arrivé sous la chalaze, s'épanouit en un nombre considérable de branches, de

sorte qu'une coupe transversale permet de compter, suivant les niveaux, de 10 à 15 faisceaux.

L'épiderme externe subit un important développement radial et se sclérifie fortement (fig. 61 et 62).

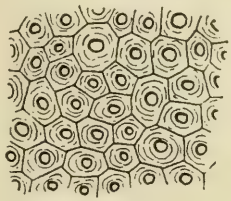


Fig. 62. — *Crupina vulgaris*. Coupe tangentielle représentant les cellules de l'épid. ext. du tég. vues de face et sensiblement à mi-hauteur. — Gr. : 480.

Au-dessous, on observe quelques assises de cellules plus ou moins aplaties, au sein desquelles on retrouve tous les faisceaux. Enfin, la partie interne est occupée par la couche membraniforme, et limitée intérieurement par une seule assise protéique.

La constance des caractères précédents caractérise suffisamment le genre *Crupina*.

Les deux espèces dont les noms suivent ne diffèrent pas sensiblement l'une de l'autre : *C. vulgaris* Cass., *C. crupinastrum* Vis.

Genre **Serratula** L.

Péricarpe. — La paroi ovarienne est formée de deux zones, dont l'interne, oxalifère, renferme des cristaux prismatiques volumineux.

La zone externe est lacuneuse et formée de petits éléments arrondis, renfermant quatre à six faisceaux visibles à la maturité, et pourvus chacun, dans leur région endodermique, d'un canal sécréteur persistant (fig. 63). Les cellules épidermiques se sclérifient assez fortement, mais seulement au niveau des faisceaux.

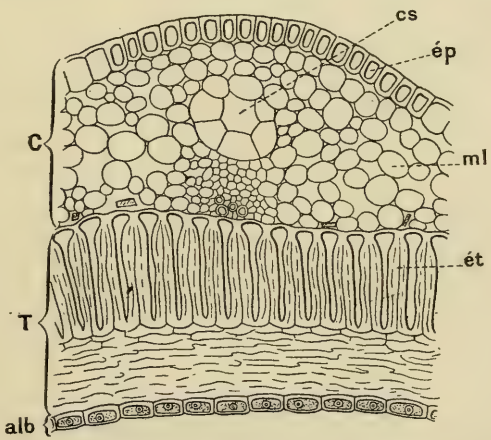


Fig. 63. — *Serratula tinctoria*. Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *ép*, épiderme sclérifié au niveau des faisceaux; *cs*, canal sécréteur ; *ml*, mésocarpe lacuneux; *T*, tégument; *ét*, épid. du tég. ; *alb*, assise protéique. — Gr. : 385.

Tégument. — La zone interne du tégument jeune renferme de nombreux petits cristaux prismatiques d'oxalate.

L'épiderme externe prend une structure (fig. 63) rappelant celle des *Centaurea*.

Nous avons rencontré à un stade voisin de la maturité, l'assise externe de l'albumen, vide et pourvue de membranes très minces. Le tégument séminal est limité intérieurement par la couche membraniforme et par une assise protéique. La nervation de l'ovule ne présente aucune particularité.

Une seule espèce, le *Serratula coronata* L., s'est montrée complètement dépourvue de canaux sécréteurs à tous les stades, caractère qui différencie cette espèce des suivantes : *S. cerinthefolia* Sibth., *S. pennatifida* Poir., *S. quinquefolia* Bieb., *S. radiata* Bieb., *S. tinctoria* L.

Genre **Centaurea** L.

Nous aurons fort peu de choses à ajouter à ce qui a été dit plus haut, sur le développement et la structure définitive du fruit du *Centaurea cirrhata*. Toutes les espèces étudiées présentent un développement à peu près identique à celui de cette espèce type. Cependant, nous avons essayé d'établir dans ce genre une division.

Tous les *Centaurea* présentent des canaux sécréteurs, situés dans la région endodermique des faisceaux du péricarpe, au moins pendant une partie du développement. La sclérification envahit souvent les cellules de bordure de ces organes, de sorte que leur existence n'est manifestée, à la maturité, que par la présence du produit de sécrétion qui fixe l'orcanette acétique, et plus ou moins énergiquement le vert d'iode à la suite de la double coloration. Parfois même, on ne retrouve aucune trace des canaux sécréteurs à la maturité.

Si nous examinons deux espèces, telles que le *Centaurea cirrhata* et le *Centaurea collina* par exemple, nous les trouvons pourvues de canaux sécréteurs dans le jeune âge. A la maturité, les cellules de bordure de ces canaux restent nettement cellulosiques et minces chez le *Centaurea cirrhata*, tandis qu'on ne retrouve plus de trace des canaux sécréteurs chez le *Centaurea collina*.

Les canaux sécréteurs sont visibles à la maturité, avec plus ou moins de netteté, dans les espèces suivantes : *C. cineraria* L., *C. cirrhata* Reichb., *C. dealbata* Willd., *C. jacea* L., *C. montana* L., *C. nigra* L., *C. nigrescens* Willd., *C. pseudophrygia* Mey., *C. rutifolia* Sibth., *C. scabiosa* L., *C. schizolepis* Trautv., *C. uniflora* L.

Les autres espèces étudiées ne présentent, à la maturité, aucun vestige des canaux sécréteurs préexistants : *C. calcitrapa* L., *C. centaurium* L., *C. collina* L., *C. canariensis* Willd., *C. cyanus* L., *C. candidissima* Lam., *C. atropurpurea* Waldst., *C. eriophora* L., *C. glastifolia* L., *C. gymnocarpa* Mon., *C. iberica* Trev., *C. depressa* Bieb., *C. involucrata* Derf., *C. lastiquama* DC., *C. maculata* And., *C. macrocephala* Puschk,, *C. moschata* L., *C. orientalis* L., *C. paniculata* L., *C. papifolia* L., *C. pullata* L., *C. ragusina* L., *C. ruthenica* Lam., *C. sphærocephala* L., *C. solstitialis* L., *C. strobilacea* Scop.

Genre **Microlonchus** Cass. (= **Centaurea** L.)

Le *Microlonchus salmanticus* DC. (= *Centaurea salmantica* L.) mérite d'être séparé des *Centaurea*, à cause de la constitution de son péricarpe. On constate, en effet, qu'à l'aspect chagriné du fruit, correspond une structure particulière. On trouve, en coupe transversale, des plages de cellules épidermiques à membranes cellulosiques, de grandeurs variables, et irrégulièrement distribuées. Ces cellules sont grandes, à parois minces, et occupent presque toute l'épaisseur du péricarpe mûr.

On trouve cependant, entre ces plages et l'épiderme du tégument, une ou deux assises formées d'éléments reliant les tissus du péricarpe situés autour des plages cellulosiques. Ce péricarpe renferme quatre faisceaux, et les faisceaux sont accompagnés d'un canal sécréteur dans leur région endodermique. A la maturité on retrouve souvent les canaux sécréteurs, mais sans aucune régularité. Ainsi, il arrive souvent qu'un seul des quatre faisceaux est accompagné d'un canal sécréteur.

Genre **Carthamus** L.

Péricarpe. — La paroi de l'ovaire contient quatre faisceaux et se montre formée de deux zones, comme dans la plupart des

genres précédemment étudiés. Mais ici la zone interne oxalifère n'est pas très développée. C'est ce que montre la figure 65, donnée pour le genre *Carduncellus*, dont le développement et la structure définitive sont calqués sur ceux du genre *Carthamus*. Tout ce qui sera dit à propos de l'origine et de la structure définitive de la zone chromogène des *Carduncellus*, s'applique exactement à la même zone dans le présent genre. A la maturité, le péricarpe est divisé en deux parties par cette zone chromogène (fig. 64). La région externe est plus développée et formée de plus grands éléments que la zone interne. Cette dernière est limitée à l'intérieur par les débris de la couche oxalifère résorbée, parmi lesquels on rencontre quelques cristaux.

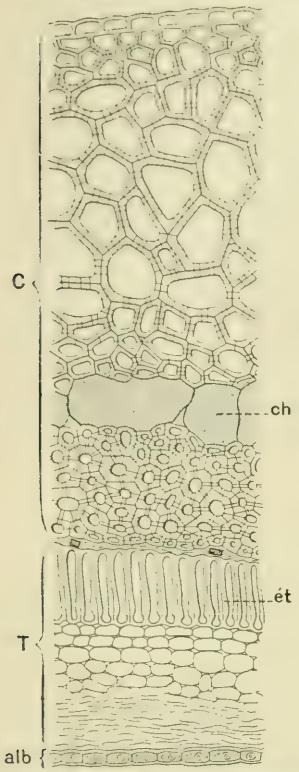


Fig. 64. — *Carthamus tinctorius*. Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *ch*, zone chromogène ; *T*, tégument ; *ét*, épid. du tég. ; *alb*, assise protéique. — Gr. : 320.

Ces deux zones du péricarpe sont sclérifiées, à l'exception de l'épiderme externe, et parfois d'une ou de deux assises sous-épidermiques, dont les membranes restent cellulosiques.

Le pigment noir contenu dans les méats est, comme chez les *Carduncellus*, très résistant vis-à-vis de l'hypochlorite de soude.

Les cordons conducteurs présentent la structure figurée plus haut (fig. 37). On n'en retrouve pas de traces à la maturité.

Tégument. — Son étude n'a donné lieu à aucune observation particulière. Seul l'épiderme se développe et se sclérifie (fig. 64) d'une façon analogue à celui des Tubuliflores que nous connaissons déjà. Il est limité intérieurement, à la maturité, par une couche membraniforme et une seule assise protéique.

Le *C. tinctorius* L., le *C. lanatus* L., et le *C. leucocaulos* Sibth. n'offrent aucune différence.

GENRE **Carduncellus** ADANS.

Péricarpe. — La zone interne oxalifère du péricarpe est

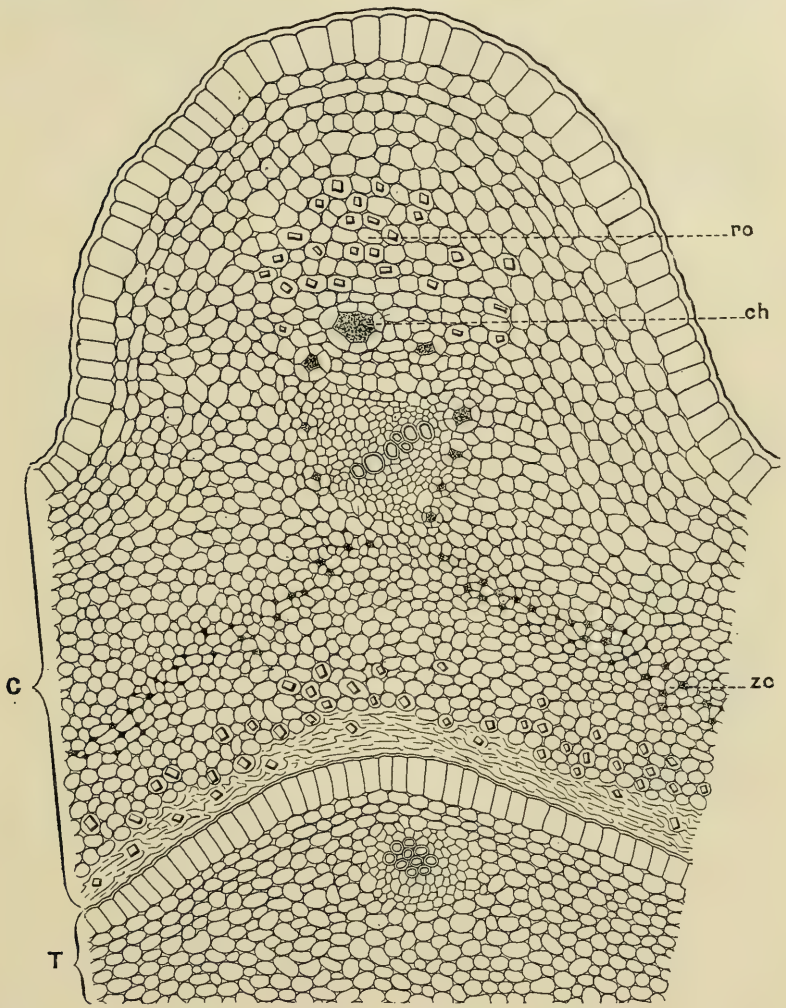


Fig. 65. — *Carduncellus monspeliensis.* Coupe transv. d'un ovaire, peu après la fécondation : *c*, paroi de l'ovaire ; ro, région oxalifère à l'extérieur du faisceau ; *ch*, véritables can. sécrét. nés dans la région endodermique du faisceau ; *zc*, zone chromogène ; *T*, tégument. — Gr. : 360.

moins développée que la zone externe. On constate, de très bonne heure, l'apparition de très nombreux méats dans la région moyenne du parenchyme carpellaire. Ces méats sont remplis d'abord d'une substance jaune, dont la teinte se fonce

de plus en plus, au fur et à mesure que ces méats grandissent, pour devenir complètement noire. A la maturité, la structure et les dimensions de ces méats sont telles, qu'il serait difficile, sinon impossible, d'attribuer une origine sûre à la zone engendrée par la réunion de ces divers organes. Hanausek (1) a, du reste, émis deux opinions opposées sur l'origine de cette zone dans le *Carthamus*. Il attribue d'abord à ces organes la valeur de méats, et plus tard, revenant sur son opinion, il les considère comme des cavités cellulaires. La figure que nous donnons (fig. 65) ne laisse aucun doute sur leur véritable origine : ce sont des méats qui grandissent, deviennent confluents, et donnent une zone continue, divisant nettement le péricarpe en deux régions à la maturité. Au niveau des quatre faisceaux du péricarpe, on observe de véritables canaux sécréteurs qui sont en relation, par une suite ininterrompue d'intermédiaires, avec la zone chromogène située entre ces faisceaux. A la maturité, cette zone, de même que l'ensemble du péricarpe, présente (fig. 66) une structure à peu près identique à celle du *Carthamus* (fig. 64).

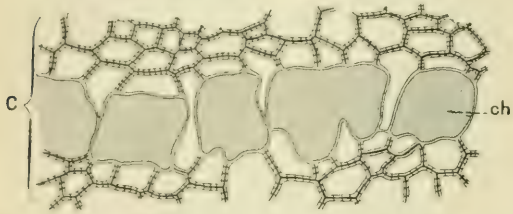


Fig. 66. — *Carduncellus coeruleus*. Coupe transv. de la zone chromogène du fruit mûr : *c*, portion de la paroi du fruit ; *ch*, zone chromogène. — Gr. : 320.

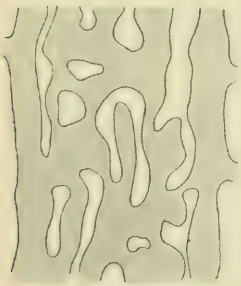


Fig. 67. — *Carduncellus coeruleus*. Coupe tangentielle intéressant la zone chromogène et la montrant vue de face à un stade encore peu avancé. — Gr. 240.

En coupe tangentielle, cette zone chromogène se présente sous la forme d'un réseau très compliqué, représenté par la figure 67 qui correspond à un stade encore peu avancé.

Le produit de sécrétion fixe nettement l'orcanette dans le jeune âge, mais bientôt la coloration naturelle de ce produit ne permet plus d'apprécier l'action du réactif. Nous pensons qu'il y a là une oxydation énergique, aboutissant à une

(1) Hanausek, *loc. cit.*

mélanose localisée, et caractérisée par la résistance particulière du pigment aux divers réactifs (hypochlorite, potasse).

Tégument. — Nous renvoyons pour la connaissance de ce tégument, à ce qui a été dit pour le *Carthamus*. L'épiderme externe présente la même structure à la maturité. Il n'y a également qu'une seule assise protéique.

Tous les *Carduncellus* étudiés présentent les caractères qui viennent d'être décrits. Ce sont : *C. cœruleus* Less., *C. mitissimus* DC., *C. monspeliensis* St. Lag.

Genre **Cnicus** L.

Les *C. ferox* DC., *C. stellatus* Roth., *C. gnaphalodes* DC., *C. syriacus* Roth., *C. Casabonæ* Roth. présentent les caractères décrits à propos des *Cirsium*.

Le *C. benedictus* L. et le *C. arachnoideus* Bieb., seuls, sont différents.

Pour le *C. benedictus*, le développement du péricarpe présente quelque chose de particulier. On observe la production d'une vingtaine de côtes nettement visibles à l'œil nu. L'allure générale de la coupe transversale est donnée par la figure 68. Le parenchyme du péricarpe se sclérifie presque complètement. La région latérale des côtes seule est respectée. L'épiderme externe du péricarpe présente, dans les vallécules, un certain développement radial (fig. 69). Le tégument séminal est remarquable, à la maturité, par la grande dimension radiale de son épiderme, et par la sclérification des membranes, qui lui communiquent une apparence particulière (fig. 69). Au-dessous, on observe la persistance de deux ou trois assises cellulaires, puis d'une zone de tissu écrasé, et enfin l'assise protéique unique.

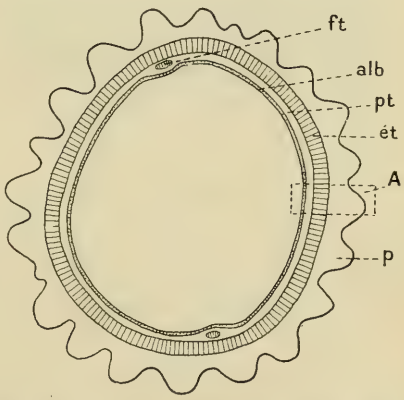


Fig. 68. — *Cnicus benedictus*. Coupe transv. du fruit mûr : *p*, péricarpe ; *ét*, épid. tégumentaire : *pt*, par. sous-épidermique ; *alb*, résidu de l'albumen ; *ft*, faisceau du raphé. — Gr. : 18.

Ces caractères sont ceux du tégument de tous les *Cnicus*, sauf le *C. arachnoideus*, et ceux aussi des *Cirsium* qui ont tous un synonyme parmi les *Cnicus*.

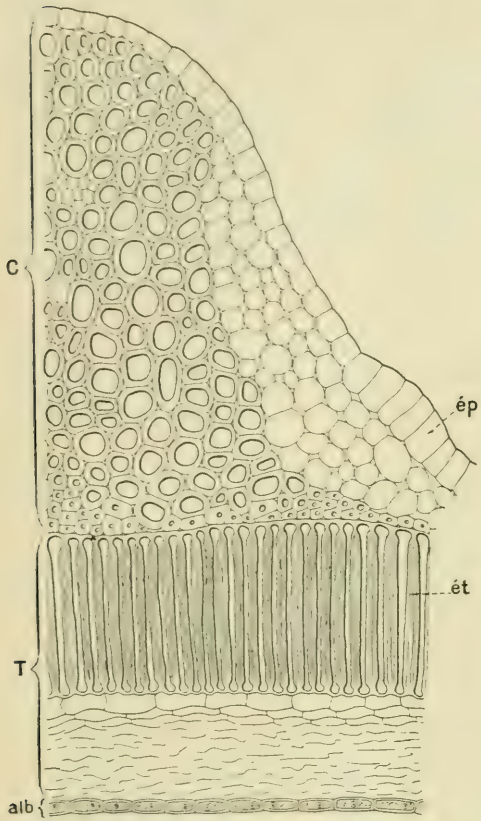


Fig. 69. — *Cnicus benedictus*. Coupe transv. correspondant à la partie *A* de la figure 68 : *C*, péricarpe ; *ép*, épid. légèrement développé dans les vallécules ; *T*, tégument ; *ét*, épid. du tég. ; *alb*, assise protéique. — Gr. 320.

Le *C. arachnoideus* Bieb. présente une structure rappelant celle qui a été décrite à propos de l'*Onopordon* et du *Silybum*. Les cellules de l'épiderme externe du tégument subissent un inégal développement radial, ce qui se traduit par une irrégularité de la surface externe de cet épiderme. Dans cette espèce le péricarpe mûr est formé d'éléments de dimensions très inégales, plus grands dans les régions moyenne et externe qu'au contact du tégument. Les faisceaux sont protégés extérieurement par un arc fibreux. L'aspect chagriné de la surface du fruit est dû à la structure particulière de l'épiderme du tégument, ainsi qu'à celle du péricarpe.

TUBULIFLORES. — MUTISIÉES

Sous-tribu des Gochnatinées.

Genre **Moquinia** DC.

Péricarpe. — Nous n'avons pas pu étudier le développement dans ce genre.

Une coupe transversale faite à mi-hauteur dans le fruit mûr, présente six faisceaux libéro-ligneux. L'épiderme externe porte des poils de deux sortes. Les uns, tecteurs, assez nombreux, sont constitués par un pied unicellulaire supportant deux cellules accolées sur toute leur longueur. Parfois l'une des cellules est moins longue que l'autre, et présente un aspect analogue au poil figuré plus loin pour l'*Onoseris* (fig. 71). Les autres poils sont sécréteurs, très courts, formés d'un petit pied composé de deux ou trois cellules superposées, aplaties tangentiellement, et sont terminés par une tête à trois ou quatre cellules également superposées. L'épiderme externe est pourvu d'une cuticule striée. Les faisceaux libéro-ligneux sont entourés parfois complètement, ou protégés extérieurement par un anneau ou un simple arc fibreux. Le reste du péricarpe est cellulosique à la maturité et dépourvu d'oxalate de chaux.

Tégument. — L'épiderme externe possède, à la maturité, une structure analogue à celui du tégument du *Saussurea* (fig. 49) et du *Berardia.*

L'oxalate de chaux manque dans le tégument séminal comme dans le péricarpe mûr.

Notre étude n'a porté que sur une seule espèce, le *Moquinia polymorpha* DC.

Genre **Onoseris** DC.

Péricarpe. — Le développementgénéral de cette paroi donne lieu, dans l'espèce étudiée, à une observation intéressante : c'est l'absence complète d'oxalate de chaux dans la région interne à tous les stades du développement. Ce caractère différencie nettement les *Mutisiées* des *Cynarées.*

Le fruit mûr est muni d'une dizaine de côtes (fig. 70). Au niveau de chaque côte se trouve un gros paquet de fibres, au centre duquel on remarque généralement un îlot formé de quelques cellules à membranes minces et cellulosiques, qui ne sont nullement des restes de liber, comme on pourrait le penser à première vue.

L'épiderme externe porte des poils de structure variable, ordinairement formés d'un petit pied, portant deux cellules accolées sur toute leur longueur ou seulement jusqu'à une

certaine distance du sommet. Ces deux cellules peuvent avoir

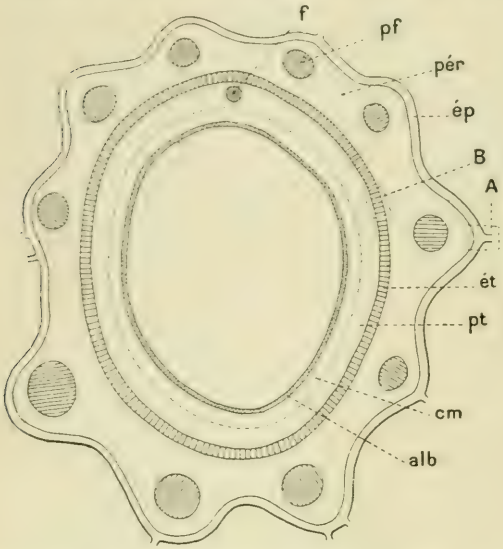


Fig. 70. — *Onoseris corymbosa*. Coupe transv. du fruit un peu avant la maturité : *pér*, péricarpe ; *ép*, épiderme pilifère ; *pf*, paquet de fibres ; *ét*, épid. ext. du tég. ; *pt*, par. tégumentaire ; *f*, faisceau du raphé ne dépassant pas la chalaze ; *cm*, couche membraniforme ; *alb*, couche protéique ; *A*, partie représentée en détail par la figure 71 ; *B*, partie représentée par la figure 72. — Gr. : 55.

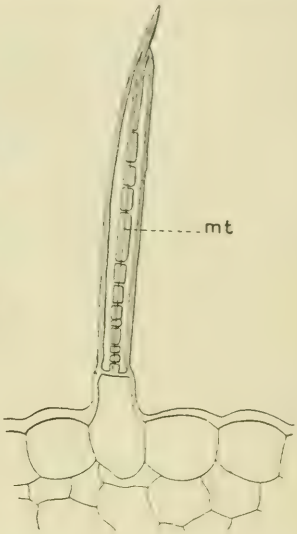


Fig. 71. — *Onoseris corymbosa*. Détail de la partie A (fig. 70) : *mt*, paroi commune aux deux cellules du poil. — Gr. : 400.

des dimensions inégales. La paroi scléreuse mitoyenne de ces poils jumeaux est munie de nombreuses ponctuations (fig. 71).

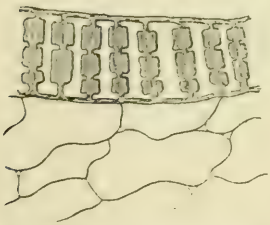


Fig. 72. — *Onoseris corymbosa*. Épiderme ext. du tég. sém. accompagné d'une petite quantité de parenchyme. — Gr. : 600.

Tégument. — L'épiderme externe possède, à la maturité, la structure représentée par la figure 72. Le faisceau du raphé ne dépasse pas la chalaze, de sorte que la coupe transversale ne rencontre qu'une fois le faisceau nourricier de la semence. La couche membraniforme est limitée intérieurement par deux assises protéiques.

L'*Onoseris corymbosa* Benth. et Hook., est l'unique espèce étudiée.

Genre **Warionia** Coss.

Nous n'avons pas pu étudier le développemeut complet dans ce genre, et nos observations n'ont porté que sur l'espèce saharienne de l'herbier de l'École supérieure de Pharmacie de Paris, *Warionia saharæ* Benth.

Péricarpe. — L'épiderme externe du péricarpe est muni d'un grand nombre de poils tecteurs jumeaux, analogues à ceux qui ont été décrits pour les deux genres qui précèdent, et aussi pour le genre *Carlina* (fig. 46). Ces poils sont très nombreux, le pied est court, et les deux cellules accolées sont souvent très longues, de sorte que le péricarpe est recouvert d'un épais duvet protecteur, en rapport avec le climat des régions désertiques. La zone interne, dépourvue d'oxalate, est faiblement résorbée au cours du développement. Les cordons conducteurs sont nettement proéminents et présentent la même stucture que ceux des *Echinops* (fig. 36).

Tégument. — L'épiderme externe du tégument ne s'allonge pas radialement ; il subit un certain accroissement dans les trois directions de l'espace. Le faisceau nourricier forme une boucle très nette. On y rencontre quelques cristaux prismatiques d'oxalate de chaux.

Genre **Berardia** Vill.

Péricarpe — Nous n'avons pu nous procurer que des échantillons mûrs.

Le fruit est glabre. L'épiderme externe est formé de cellules arrondies, dont les membranes sont très épaissies. L'épaississement est plus accentué du côté externe où l'on observe une cuticule très nette. L'assise sous-épidermique est très régulière et formée de cellules à membranes épaissies et demeurant cellulosiques comme les membranes des cellules épidermiques. La partie interne du péricarpe est très lacuneuse et formée de cellules arrondies. L'oxalate fait défaut.

Tégument. — L'épiderme externe du tégument mûr ressemble à celui du *Saussurea* (fig. 49). Le parenchyme tégumentaire est presque entièrement résorbé et réduit à une zone très aplatie, à structure confuse, limitée intérieurement par une couche

membraniforme et par deux assises protéiques. Les organes sécréteurs font défaut dans le fruit mûr.

Les caractères précédents ont été observés dans le fruit mûr du *Berardia subacaulis* Vill., unique espèce étudiée.

Sous-tribu des Mutisinées.

Genre **Schlechtendalia** Less.

Nous avons eu à notre disposition des échantillons provenant de l'herbier du Muséum d'histoire naturelle de Paris, et des graines mûres privées du péricarpe, venant de Montevideo. L'espèce étudiée est le *S. luzulæfolia* Less.

Péricarpe. — La surface est couverte de très nombreux et très longs poils unicellulaires, à cavité très réduite, à membrane très épaisse et pointus à leur extrémité.

Tégument. — Le tégument est réduit, à l'état mûr, à son épiderme et à une très mince couche membraniforme, provenant de la résorption du parenchyme tégumentaire. La structure de l'épiderme (fig. 73) rappelle assez exactement celle de l'épiderme

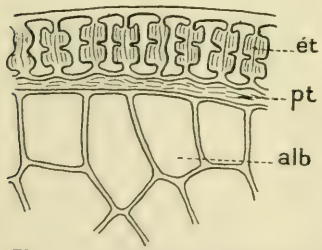


Fig. 73. — *Schlechtendalialuzulæfolia.* Coupe transv. de la *graine* mûre; *A*, (figure 74) : *ét*, épid. du tég. sém.; *pt*, résidu membraniforme du parenchyme tégumentaire; *alb*, albumen à membranes épaisses et cellulosiques. — Gr. : 480.

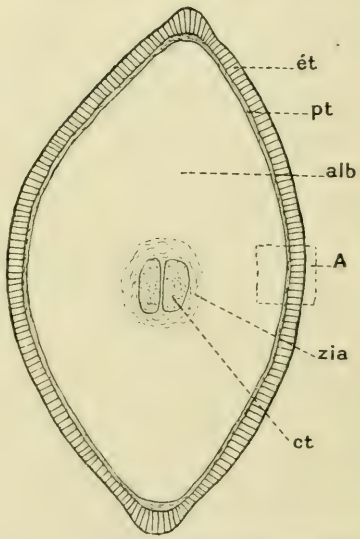


Fig. 74. — *Schlechtendalia luzulæfolia.* Coupe transv. de la graine mûre : *ét*, épid. tégumentaire ; *pt*, résidu membraniforme du parenchyme tégumentaire ; *alb*, masse de l'albumen corné ; *zia*, zone interne désagrégée de l'albumen ; *ct*, cotylédon ; *A*, partie dessinée avec détail à la figure 73. — Gr. : 80.

du tégument de l'*Onoseris* (fig. 72). Au-dessous, on observe un tissu formé de cellules à membranes épaisses et cellulosiques, à

contenu riche, caractères qui ne permettent pas de le confondre avec un reste de parenchyme tégumentaire. Au centre de ce tissu, on remarque deux petits cotylédons (fig. 74). Le volume très restreint de ces deux organes, joint aux caractères histologiques du tissu environnant, montre clairement que ce dernier n'est autre chose que l'albumen de la graine. Nous avons donc affaire ici, à une Composée dont la graine est pourvue d'albumen.

L'abondance de ce dernier tissu, sa structure cornée, la réduction du tégument séminal à l'épiderme, au cours de la maturation, enfin la petitesse de l'embryon, rapprochent la graine de cette plante de celle des Ombellifères, ce qui paraît établir un lien entre les deux familles.

Ici encore, l'anatomie vient au secours de la morphologie. En effet, Baillon (1) attribue au *Schlechtendalia luzulæfolia* le port d'un *Eryngium*, sans assimiler davantage ses caractères à ceux des Ombellifères. Urban et Möbius (2) rapprochent cette espèce de l'*Eryngium eriophorum*, Ombellifère à feuille de Graminée.

Genre **Trichocline** Cass.

Péricarpe. — Ici, comme dans la plupart des espèces américaines, nous avons étudié le fruit mûr.

Dans le *T. heterophylla* Less., unique espèce étudiée, nous avons constaté une résorption très avancée de la paroi ovarienne. L'épiderme seul garde sa structure, sauf au niveau des quatre côtes, où les faisceaux sont entourés de quelques cellules de parenchyme à structure nette (fig. 75). Au sein du péricarpe, on rencontre ordinairement quatre faisceaux normalement placés. Parfois, cependant, on en compte six, par suite d'un dédoublement du faisceau de chaque suture.

L'épiderme externe du péricarpe est muni de deux sortes de poils. Les uns sont tecteurs unicellulaires, assez longs, et pourvus sur la paroi interne, d'un épaississement en forme de spirale très surbaissée, solide, qui peut sortir de la cavité cellulaire à la suite d'une déchirure de la paroi (Voy. la figure 77

(1) Baillon, Histoire des plantes, t. VIII p. 16-17, Paris, 1886.
(2) Urban und Möbius, (*Berich. d.d. Bot. Gesellsch.*, II, 1884).

donnée pour le *Trixis*). Cette spirale est analogue à celle qui a été décrite dans les cellules épidermiques de la graine des *Cuphea* (1). Les autres poils sont sécréteurs, pluricellulaires,

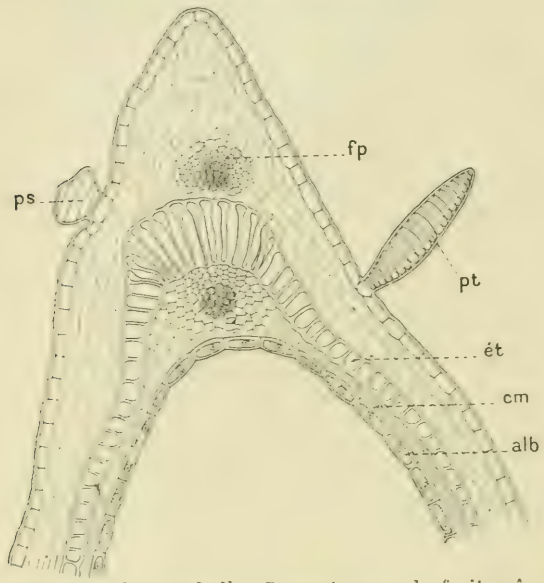


Fig. 75. — *Trichocline heterophylla*. Coupe transv. du fruit mûr : *fp*, faisceau carpellaire; *ps*, poil sécréteur; *pt*, poil tecteur; *ét*, épid. ext. du tégument; *cm*, couche membraniforme : *alb*, assise protéique. — Gr. : 135.

unisériés, très courts (fig. 75). Le produit de sécrétion s'accumule sous la cuticule.

Le fruit est très fortement aplati parallèlement au plan de symétrie de la semence.

Tégument. — Les cellules de l'épiderme externe s'allongent et se sclérifient légèrement dans le voisinage du faisceau, qui décrit la boucle souvent mentionnée pour les autres genres. Les cellules épidermiques ne subissent pas d'accroissement aussi notable dans les régions latérales (fig. 75). La zone sous-épidermique est membraniforme, sauf au niveau du faisceau, et limitée par une seule assise protéique.

Genre **Chaptalia** Vent.

Les espèces appartenant à ce genre ont été étudiées à maturité complète.

(1) Wilhelm Grutier. Ueber den Bau und die Entwickelung der Samenschalen einiger Lythrarieen (*Bot. Zeit.*, t. 51, 1893).

Péricarpe. — L'épiderme du péricarpe est pourvu d'une cuticule striée. Il produit des poils tecteurs unicellulaires (fig. 76), de forme et de constitution identiques à ceux du *Trichocline*. Les autres cellules épidermiques sont assez grandes, et séparées de l'épiderme du tégument par une simple couche membraniforme, représentant le parenchyme carpellaire aplati, presque complètement résorbé, et dépourvu de cristaux d'oxalate. On remarque ordinairement huit petites côtes, dans chacune desquelles se trouve un gros paquet de fibres.

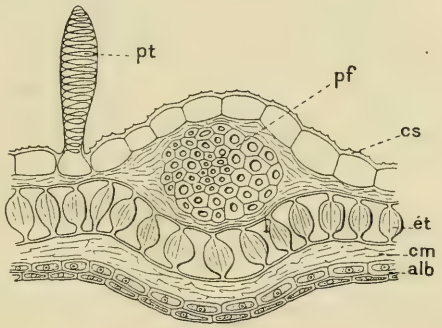


Fig. 76. — *Chaptalia excapa*. Coupe transv. du fruit mûr : *pt*, poil tecteur à spirale interne; *pf*, paquet de fibres du péricarpe ; *cs*, cuticule striée : *ét*, épid. du tég. ; *cm*, couche membraniforme; *alb*, couche protéique. — Gr. : 320.

Tégument. — L'épiderme externe du tégument se développe et se sclérifie d'une façon particulière (fig. 76). Le faisceau nourricier s'arrête sous la chalaze, de sorte qu'une coupe transversale ne le rencontre qu'une fois. Le parenchyme tégumentaire est à peu près complètement résorbé et sans structure. La couche membraniforme sous-épidermique est bordée intérieurement par une assise d'albumen, parfois par deux assises, l'interne étant très aplatie.

Ces caractères sont communs aux espèces suivantes : *Ch. Arechavaletai* Hieron, *Ch. piloselloides* Baker, *Ch. excapa* Baker, *Ch. sinuata*. Baker.

Genre **Gerbera** Gronov.

Le *G. Jamesoni* Bolus, unique espèce étudiée, présente à l'état mûr, tous les caractères décrits pour le *Chaptalia*. Pourtant, l'épiderme externe du tégument, qui possède une structure analogue à celui du *Chaptalia*, est un peu plus développé dans le sens radial.

Sous-tribu des Nassauvinées.

Genre **Perezia** Lag.

Péricarpe. — La résorption du parenchyme au cours du développement ne respecte guère que l'épiderme, sauf au niveau des cinq ou six faisceaux, qui sont accompagnés de quelques cellules. L'épiderme externe, légèrement sclérifié, porte d'assez nombreux poils tecteurs, unicellulaires et scléreux, ou encore jumeaux (Voy. *Carlina*, fig. 46) et portés sur une émergence de l'épiderme.

Tégument. — L'épiderme externe est formé à la maturité, de cellules irrégulières dans leurs formes et dans leurs dimensions, très légèrement allongées dans le sens radial, et à contenu granuleux jaune, très résistant à l'hypochlorite, et rappelant le produit enfermé dans les cellules épidermiques du péricarpe des *Jurinea*. Le parenchyme est réduit à une couche membraniforme, sauf au niveau des faisceaux, qui sont entourés d'une petite quantité de tissu.

Nous avons trouvé ces caractères dans les espèces suivantes : *P. Kingii* Baker, *P. multiflora* Less., *P. sonchifolia* Baker.

Une autre espèce, le *P. fruticosa* Llave, ne produit pas de poils tecteurs. On ne trouve à la surface du fruit que des poils sécréteurs nombreux, 5 à 6 cellulaires unisériés, rappelant un peu les poils sécréteurs des *Trixis* (fig. 77), mais plus courts, à cellules aplaties tangentiellement, et de forme générale plus ou moins globuleuse ou ovoïde. Le produit de sécrétion s'accumule sous la cuticule.

Genre **Trixis** P. Br.

Comme type de structure dans ce genre, nous décrirons le *T. pallida*.

Péricarpe. — Cette espèce, étudiée seulement à la maturité, présente un péricarpe peu développé, limité extérieurement par un épiderme pilifère, et pourvu d'une cuticule striée. Les poils sont de deux sortes. Les uns sont tecteurs, identiques à ceux qui ont été figurés pour le *Trichocline* (fig. 75) et pour le *Chaptalia* (fig. 76). La paroi de ces poils se gélifie souvent au

voisinage de l'extrémité, et livre passage à la spirale interne, qui nous a paru s'en échapper en vertu d'une élasticité propre

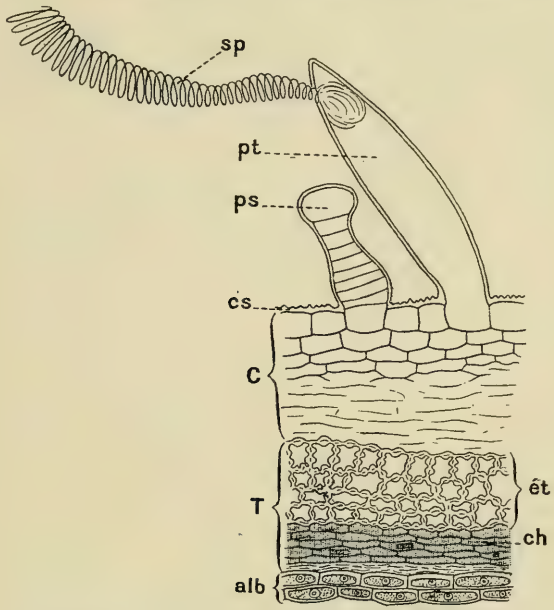


Fig. 77. — *Trixis pallida.* Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *cs*, cuticule striée ; *ps*, poil sécréteur ; *pt*, poil tecteur ; *sp*, spirale sortie du poil ; *T*, tégument ; *ét*, épiderme du tégument ; *ch*, par. sous-épidermique formé de cellules remplies de pigment et contenant quelques cristaux ; *alb*, couche protéique. — Gr. : 385

(fig. 77). Les autres poils sont sécréteurs, pluricellulaires (8 à 10 cellules), unisériés et capités (fig. 77). Le produit de sécrétion, parfois abondant, s'accumule sous la cuticule. Au-dessous de l'épiderme on trouve un très petit nombre d'assises cellulaires, puis une zone formée de tissus plus ou moins écrasés et résorbés. Dans le péricarpe sont plongés six paquets de fibres, entourés chacun de quelques cellules de parenchyme.

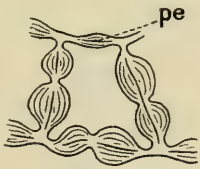


Fig. 78. — *Trixi pallida.* Portion de l'épid. ext. du tég. : *pe*, partie en contact avec le péricarpe. — Gr. : 1050.

Tégument. — Nous ne pouvons attribuer une origine sûre à la partie externe du tégument mûr (fig. 77). Nous ne savons pas s'il y a eu là un dédoublement de l'épiderme, ou simplement une différenciation des assises externes du tégument. Cependant, les stades plus jeunes que nous avons rencontrés dans d'autres espèces, nous portent à croire que cette zone est d'ori-

gine exclusivement épidermique. L'ensemble est sclérifié d'une façon irrégulière, ce qui donne à cette région une apparence caractéristique (fig. 77 et 78).

Le faisceau nourricier s'arrête au-dessous de la chalaze. Le parenchyme tégumentaire est réduit à une couche de cellules plus ou moins aplaties, et remplies, à la maturité, d'un pigment noir qui donne au fruit sa coloration. A l'intérieur, le tégument est limité par une couche membraniforme, et par deux assises protéiques.

Fig. 79. — *Trixis ochroleuca*. Coupe transv. montrant la structure de l'épid. ext. du tég. mûr. — Gr. : 400.

Contrairement à la plupart des genres étudiés jusqu'ici, le genre *Trixis* présente des différences de structure permettant de distinguer les espèces. Nous allons les décrire ici.

T. pallida Less. — Ce *Trixis* présente les caractères précédents. Il est caractérisé par la nature et la structure des poils, par la structure de l'épiderme du tégument, et par la présence de pigment noir dans les cellules du parenchyme tégumentaire.

T. Hieronymi Arech. — Le péricarpe porte des poils semblables à ceux du *T. pallida*. L'épiderme externe du tégument possède une structure qui, malgré le jeune âge de nos échantillons, paraît différer de celle de l'épiderme du *T. pallida*. Nous rapprochons plutôt sa structure, de celle du tégument du *T. ochroleuca* décrit plus loin.

T. Lessingii D. C. — Cette espèce diffère du *T. pallida* par la forme des poils tecteurs. Ces poils sont bicellulaires, plus rarement unicellulaires, et de structure identique à celui du *T. verbasciformis* (fig. 80).

Les stades jeunes montrent qu'on doit considérer la zone externe sclérifiée du tégument du *T. pallida*, comme provenant du dédoublement de l'épiderme.

T. ochroleuca Hook. et Arn. — Poils identiques à ceux du *T. pallida*. L'épiderme du tégument de cette espèce diffère nettement par sa structure (fig. 79) de celui du *T. pallida*. Les cellules sont très allongées radialement, et dépourvues des

cloisons qui caractérisent l'épiderme de ce dernier *Trixis*.

T. brasiliensis D. C. — Par la structure de ses poils, et peut-être aussi par celle de l'épiderme du tégument jeune (l'échantillon étant trop peu avancé pour que nous puissions être affirmatif), cette espèce se rattache au *T. ochroleuca*.

T. verbasciformis Less. — Ce *Trixis* est caractérisé par la forme des poils tecteurs. Ces derniers sont bicellulaires, très rarement unicellulaires, très déliés, pointus, légèrement cutinisés (fig. 80).

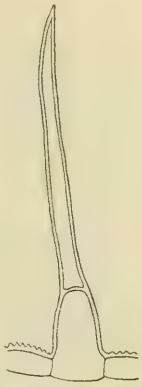


Fig. 80. — *Trixis verbasciformis*. Poil tecteur bicellulaire dépourvu de spirale interne. — Gr. : 320.

T. mollissima D. Don. — Comme le précédent, il ne diffère du *T. pallida* que par la forme des poils tecteurs. Ces poils sont de forme analogue à ceux de l'espèce précédente, mais le plus souvent unicellulaires. L'oxalate abonde dans la zone externe du tégument, sous la forme de cristaux prismatiques.

Tous les *Trixis* étudiés ont une cuticule striée.

Genre **Pamphalea** Lag.

Cette espèce américaine a été étudiée seulement à la maturité.

Péricarpe. — L'épiderme externe est pourvu d'une cuticule striée, et de poils tecteurs identiques à celui que nous avons représenté pour le *Trichocline heterophylla* (fig. 75).

Les cellules épidermiques sont grandes, à contenu jaune, granuleux, très résistant vis-à-vis de l'hypochlorite. La région sous-épidermique est plus ou moins écrasée. L'oxalate manque complètement, tout au moins à la maturité. On trouve des restes des cordons conducteurs.

Tégument. — L'épiderme externe de cette enveloppe est peu différencié, même à la maturité. Il est formé de cellules à peu près cubiques. Au-dessous, le parenchyme tégumentaire est réduit à une couche membraniforme, sauf au niveau de la boucle vasculaire. Le tégument séminal est limité intérieurement par l'assise protéique unique.

Les espèces qui suivent nous ont présenté les mêmes carac-

tères : *P. bupleurifolia* Less., *P. heterophylla* Less., *P. Commersonii* Cass.

Genre **Moscharia** Rinz. et Pav.

Nous avons étudié le *Moscharia pinnatifida* Rinz. et Pav., à la maturité du fruit. Examiné à la loupe, le fruit présente quatre côtes longitudinales verruqueuses.

Péricarpe. — L'étude histologique de ce fruit mûr, montre (fig. 81) que chacune des quatre côtes est constituée par un épiderme, dont les cellules ont une membrane mince et cellulosique. Au-dessous, on observe un massif de grandes cellules dont les membranes sont sclérifiées suivant un réseau. A la partie interne de ce massif, se trouve un paquet de fibres, puis un tissu cellulosique, dans lequel on retrouve facilement le faisceau libéro-ligneux, et qui est complètement dépourvu de cristaux.

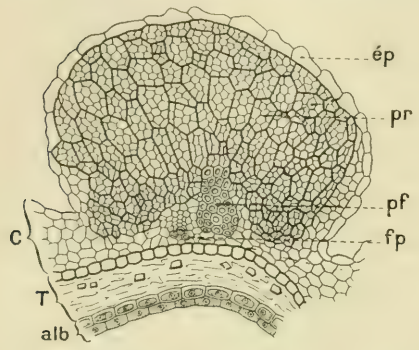


Fig. 81. — *Moscharia pinnatifida.* Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe; *ép*, épiderme du péricarpe; *pr*, parenchyme à éléments réticulés; *pf*, paquet de fibres; *fp*, faisceau carpellaire; *T*, tégument séminal; *alb*, couche protéique. — Gr. : 110.

Les côtes sont réunies entre elles par de minces couches de tissu cellulosique, situées au niveau des sillons.

Tégument. — A la maturité complète, le parenchyme du tégument est très écrasé. L'épiderme se montre formé de cellules à peu près arrondies, à membranes lignifiées. Au-dessous on observe un parenchyme plus ou moins complètement résorbé et dépourvu de structure, dans lequel on rencontre des prismes d'oxalate assez développés.

La limite interne du tégument séminal est formée par deux assises protéiques.

SOUS-FAMILLE DES LIGULIFLORES

TRIBU DES CICHORIÉES

Sous-tribu des Scolyminées.

Genre **Scolymus** Tourn.

Péricarpe. — Dans ce genre, comme dans le genre *Hyoseris* décrit plus loin, les carpelles sont latéraux. Chez les *Scolymus*, les deux branches stigmatiques sont latérales.

Le plan de symétrie de l'ovule et de la graine, déterminé par le plan de la boucle vasculaire, ne coïncide pas avec le plan de symétrie de la corolle ; il lui est au contraire perpendiculaire, ce qui entraîne, pour l'ensemble de la fleur, l'absence de plan réel de symétrie. Les observations sont facilitées par la présence d'une bractée enveloppant l'ovaire, et formant deux ailes latérales.

A l'état jeune, la paroi ovarienne est lacuneuse et oxalifère dans la région interne. La partie externe est homogène et dépourvue de méats. L'appareil conducteur est constitué par cinq faisceaux libéro-ligneux. Les deux cordons sont peu développés et présentent la structure ordinaire.

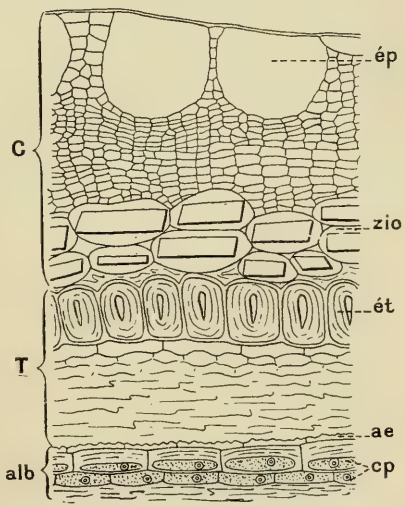


Fig. 82. — *Scolymus hispanicus.* Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *ép.* épid. ext du péricarpe ; *zio*, zone interne oxalifère ; *T*, tég. séminal ; *ét*, épid. du tég. ; *alb*, résidu de l'albumen ; *ae*, assise externe de l'albumen ; *cp*, couche protéique. — Gr. : 450.

A la maturité, les cinq faisceaux sont remplacés par cinq paquets de fibres. Un certain nombre de cellules épidermiques sont très agrandies. Au-dessous de l'épiderme se trouve un tissu très serré, formé de cellules à parois minces et lignifiées. La partie interne est constituée par un tissu cellulosique lacuneux, à grandes cellules contenant

chacune un gros cristal prismatique d'oxalate de chaux (fig. 82).

Tégument. — Le développement général de cette tunique ne présente rien de particulier. Le faisceau décrit une boucle très nette. Les cellules de l'épiderme externe, d'abord peu différenciées, se sclérifient fortement (fig. 82). Le parenchyme du tégument est très aplati, sauf au niveau des faisceaux, qui sont entourés de quelques assises cellulaires. A l'intérieur on trouve trois assises. L'une est formée de cellules vides et à parois minces, ondulées, au contact de la couche membraniforme, c'est l'assise externe de l'albumen incomplètement résorbée. Les deux autres forment la couche protéique proprement dite; elles sont pourvues de membranes épaisses, surtout au contact de l'assise externe de l'albumen.

L'inuline est abondante dans le parenchyme tégumentaire, et se dépose en sphéro-cristaux dans les préparations glycérinées. Les *Scolymus* sont très propres à suivre l'évolution de l'assise externe de l'albumen et du suçoir.

L'appareil sécréteur fait complètement défaut.

La présence d'oxalate dans la partie interne du péricarpe est exceptionnelle chez les Liguliflores, et les *Scolymus* peuvent être considérés comme des termes de passage.

Le *S. maculatus* L. et le *S. hispanicus* L. présentent les mêmes caractères.

Sous-tribu des Cichorinées.

Genre **Catananche** L.

Péricarpe. — La paroi de l'ovaire renferme cinq à six faisceaux. L'épiderme interne est fortement épaissi, dans le jeune âge, au contact du tégument ovulaire. Le parenchyme carpellaire est très lacuneux à l'intérieur, riche en oxalate dans la partie moyenne, homogène et sans méats dans la région externe. Les cristaux de la partie moyenne appartiennent au système clinorhombique, et sont souvent mâclés suivant la facette de modification dont la notation est h^1.

L'épiderme externe porte des poils jumeaux, formés, comme ceux de beaucoup de Mutisiées et de Carlininées, par deux cellules accolées sur toute leur longueur et bifurquées au sommet.

Il y a également des poils unicellaires, terminés par une pointe mousse.

Au cours du développement, on observe la résorption de la zone interne jusqu'à la région oxalifère. Chaque faisceau libéro-ligneux est remplacé par un gros paquet de fibres. L'épiderme externe est assez fortement cutinisé.

Tégument. — L'évolution des deux zones, ainsi que la structure du faisceau ne présentent aucune particularité. L'épiderme externe se différencie beaucoup moins que dans le genre *Scolymus*. Les cellules de cette assise s'épaississent en fer à cheval, à branches ouvertes vers l'extérieur. Le parenchyme tégumentaire est fortement résorbé; on ne retrouve qu'une ou deux assises sous-épidermiques nettes, le reste étant aplati, membraniforme, et limité intérieurement par l'assise protéique unique.

L'appareil sécréteur fait défaut.

Le *Catananche cærulea* L. possède cinq faisceaux libéro-ligneux, remplacés par cinq paquets de fibres à la maturité, ce qui le différencie du *C. lutea* L., qui en possède six.

Genre **Cichorium** L.

Péricarpe. — L'enveloppe de l'ovaire jeune est lacuneuse dans la région interne, homogène sans méats et pourvue d'assez nombreux petits cristaux dans les assises voisines de l'épiderme. L'appareil conducteur est formé de cinq faisceaux. L'épiderme interne est interrompu, en deux endroits opposés, par deux cordons conducteurs peu développés, et présentant la structure habituelle.

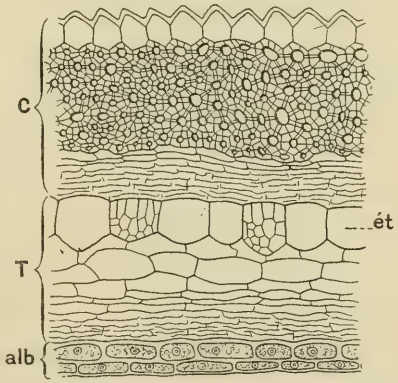


Fig. 83. — *Cichorium intybus*. Coupe transv. du fruit : *C*, péricarpe; *T*, tégument ; *ét*, épiderme tégumentaire; *alb*, couche protéique. — Gr. : 360.

Pendant le développement, la zone externe homogène se sclérifie fortement, sauf l'épiderme, dont les membranes restent minces. La zone interne est plus ou moins écrasée ou résorbée (fig. 83).

Tégument. — Le développement général de cette tunique suit la marche déjà souvent décrite. Les cellules de l'épiderme grandissent légèrement, et lignifient leurs membranes suivant des lignes formant un réseau peu régulier (fig. 83). Le parenchyme est réduit à une ou deux assises cellulaires. La partie interne est aplatie, membraniforme, et limitée par deux assises protéiques, dont l'interne est très aplatie.

Nous avons suivi dans cette espèce le développement de l'albumen et du suçoir, qui ne diffère pas du celui du *Sonchus*. La résorption de l'assise externe de l'albumen est complète à la maturité.

L'appareil sécréteur fait complètement défaut.

Le *C. Intybus* L., le *C. divaricatum* Heldr. et le *C. endivia* L. présentent les mêmes caractères.

Genre **Lampsana** Juss.

Péricarpe. — Le parenchyme carpellaire, à peu près homogène dans le jeune âge, présente ensuite de petites plages de cellules appartenant aux deux ou trois assises sous-épidermiques, régulièrement espacées, et à éléments un peu plus volumineux que ceux du reste de la paroi ovarienne. Au sein du parenchyme sont plongés cinq faisceaux libéro-ligneux.

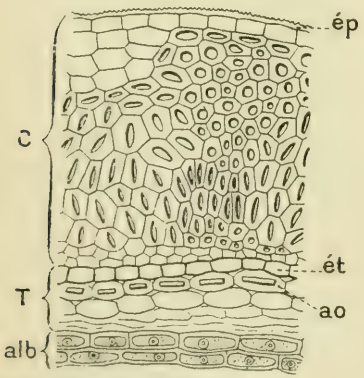


Fig. 84. — *Lampsana communis.* Coupe transv. du fruit : *C*, péricarpe ; *ép*, épid. du péricarpe ; *T*, tégument ; *ét*, épiderme du tég. ; *ao*, assise sous-épidermique oxalifère ; *alb*, couche protéique. — Gr. : 480.

A l'exception des petites plages uniformément réparties, des cellules de l'épiderme externe, et d'une ou de deux assises internes, tout se sclérifie. La sclérification est un peu irrégulière ; on trouve, en effet, des paquets de fibres régulièrement disposés et à lumen arrondi, au sein d'un tissu sclérifié dont les lumens sont linéaires un peu dilatés (fig. 84).

L'oxalate de chaux fait défaut à tous les stades.

Tégument. — Il ne présente aucune particularité au point de

vue du développement général, qui suit la marche indiquée à propos du *Sonchus*. Comme chez ce dernier, on trouve, à la maturité, un épiderme formé de cellules très petites, à membranes minces et lignifiées.

Les cellules de l'assise sous-épidermique contiennent chacune un cristal prismatique d'oxalate de chaux. Le reste du tégument est presque complètement résorbé ou aplati, et limité intérieurement par deux assises protéiques (fig. 84).

Nous avons suivi très nettement l'évolution du suçoir dans ce genre, et n'avons à signaler aucune particularité. La résorption de l'assise externe de l'albumen est complète à la maturité. Quant au suçoir, il est réduit à un petit mamelon sans structure

Les laticifères péricycliques, si nets et si abondants dans la tige, ne pénètrent pas dans la paroi ovarienne.

Ces caractères sont communs au *L. communis* L., et au *L. grandiflora* Bieb.

Genre **Microseris** Don.

Péricarpe. — Dans le jeune âge, la partie interne de la paroi ovarienne est lacuneuse. Bientôt se différencient une dizaine de côtes peu accentuées et de volumes irréguliers, contenant chacune un faisceau libéro-ligneux. L'épiderme externe reste cellulosique, ainsi que des groupes composés chacun d'une douzaine de cellules, dont la membrane reste mince jusqu'à la maturité. Ces groupes sont situés dans les dépressions valléculaires.

Au niveau des côtes, l'épiderme s'accroît très légèrement vers l'extérieur, en donnant naissance à des poils extrêmement courts et à membranes très épaisses. Le reste du péricarpe est scléreux; la sclérification est plus intense dans la région interne dont les fibres ont un lumen linéaire, que dans la région externe où elles ont un lumen arrondi. Cependant, à l'intérieur et au niveau des côtes, on trouve une bande peu épaisse de tissu cellulosique écrasé, au sein duquel on retrouve avec plus ou moins de netteté les faisceaux du péricarpe. Les cordons conducteurs des tubes polliniques sont nets, peu développés, à structure identique à celle que nous avons décrite pour les Composées qui précèdent.

Tégument. — Les deux zones du tégument se développent comme chez le *Sonchus*. L'épiderme externe est formé, à la maturité, de cellules à parois minces, légèrement allongées dans le sens tangentiel. Le parenchyme n'est plus représenté que par une faible lame membraniforme, issue de l'écrasement des tissus. Le faisceau libéro-ligneux se prolonge au delà de la chalaze jusqu'au voisinage du micropyle. L'oxalate de chaux existe en petits prismes disséminés dans le tégument. La limite interne est formée à la maturité par deux assises protéiques, dont les membranes sont fortement épaissies, surtout au contact de la couche membraniforme.

Les *M. Bigelowi* Sch., *M. pygmæa* D. Don., *M. Lindleyi* A. Gray., présentent la même structure.

Nous avons étudié une espèce du genre **Uropappus** Nutt. (= **Microseris** Don), l'*Uropappus leucocarpus* Greene. Ses caractères histologiques sont les mêmes que ceux des *Microseris*.

Genre **Krigia** Schreb.

Péricarpe. — A la maturité, seul stade où nous avons pu l'observer, cette enveloppe présente un épiderme dont les cellules sont très légèrement développées vers l'extérieur, de façon à produire un poil très court et à membrane très épaisse. Le tissu sous-épidermique, abondant, est formé de grandes cellules à membranes épaissies et lignifiées suivant un réseau.

A l'intérieur et au contact du tégument, on remarque une zone fibreuse à éléments épais. Cette zone est d'épaisseur variable avec l'endroit considéré. Le fruit possède cinq côtes. Les deux plus grosses correspondent aux deux nervures médianes des carpelles ; les trois autres correspondent, deux à une région suturale, l'autre à la deuxième suture. Au sein de chacune de ces côtes, se trouve un paquet de fibres situé au contact de l'épiderme externe, et au-dessous duquel on rencontre un faisceau libéro-ligneux et une petite quantité de tissu cellulosique écrasé. Les deux paquets de fibres correspondant aux nervures carpellaires médianes, sont beaucoup plus gros que les trois autres.

Tégument. — Le développement général et la vascularisation suivent la règle établie à propos du *Sonchus*. L'épiderme externe

est formé de cellules petites, arrondies, à parois minces et lignifiées. La résorption du parenchyme est presque complète, et la couche membraniforme est limitée par deux assises protéiques.

Nous n'avons étudié qu'une seule espèce dans ce genre, le *K. virginica* WILLD.

GENRE **Hyoseris** L.

Nous avons observé dans ce genre, un fait très particulier qui mérite d'être signalé. Nous sommes d'accord avec les ouvrages classiques sur la position des deux carpelles dans la fleur des Composées. Ils sont en général antéro-postérieurs, et concrescents en un ovaire uniloculaire, renfermant un ovule anatrope hyponaste. Mais leur position peut varier, ainsi que nous l'avons observé dans le présent genre, où la position de l'ovaire et du fruit est particulièrement facile à repérer, par suite de la présence de deux ailes très développées.

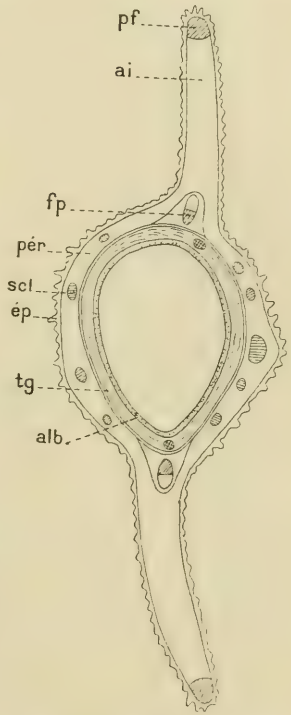


Fig. 85. — *Hyoseris radiata*. Coupe transv. du fruit : *pér*, péricarpe ; *ép*, épid. du péricarpe pourvu de poils très courts ; *scl*, paquet de fibres ; *fp*, faisceau du péricarpe ; *ai*, aile du fruit ; *pf*, paquet de fibres ; *tg*, tégument ; *alb*, résidu de l'albumen. — Gr. : 20.

Ces ailes latérales, situées (fig. 85) au niveau des nervures médianes des carpelles, sont également au niveau du faisceau du tégument. Ces faits soulignent la position latérale des deux carpelles, l'ovule naissant toujours à l'aisselle de l'un d'entre eux, et tournant toujours son raphé vers la nervure médiane du carpelle fertile. La présence de ces ailes dans les capitules, aidée des indications anatomiques, ne laisse aucun doute sur l'orientation du gynécée dans ce genre.

Ceci entraîne pour la fleur l'absence de plan réel de symétrie, qui exigerait la présence d'un deuxième ovule à l'aisselle du carpelle stérile.

Péricarpe. — L'épiderme est formé de cellules qui se développent légèrement vers l'extérieur, et d'une façon irrégulière, aussi bien sur les ailes que sur le reste de l'ovaire, en donnant des sortes de poils très courts.

Sous l'épiderme, à l'extrémité de chaque aile, et à la maturité, on observe un petit paquet de fibres. Dans les régions latérales de ces mêmes ailes, on rencontre sous l'épiderme, une assise de cellules plus petites que les cellules épidermiques, et au centre, un tissu à grands éléments pourvus, à la maturité, d'un réseau d'épaississements faiblement lignifiés.

L'appareil conducteur consiste en quatre faisceaux, dont deux, ceux qui avoisinent les ailes, persistent nettement à la maturité (fig. 85).

Entre les ailes, le péricarpe se montre peu épais et muni de petits paquets de fibres, plongés dans un conjonctif analogue au parenchyme central des ailes, mais formé d'éléments plus petits.

Tégument. — Nous n'avons rien de particulier à signaler dans le développement général des espèces de ce genre. L'épiderme externe est formé de très petites cellules arrondies, structure commune à la plupart des Liguliflores. Les deux assises protéiques ne sont séparées de l'épiderme externe du tégument, que par une mince couche membraniforme, résultant de l'écrasement et de la résorption des tissus.

Les deux espèces étudiées, *H. radiata* L., *H. scabra* L., présentent les mêmes caractères.

Genre **Tolpis** Adans.

Péricarpe. — La paroi ovarienne jeune, lacuneuse vers l'intérieur, et munie de deux cordons conducteurs nets, mais peu développés, renferme cinq faisceaux libéro-ligneux. Comme chez les autres Liguliflores, la résorption n'intéresse qu'une très faible portion (1 ou 2 assises) du péricarpe. La partie externe se sclérifie, à l'exception de l'épiderme externe, dont les membranes restent minces. Les cellules épidermiques sont fréquemment développées vers l'extérieur en poils très réduits. Les cinq faisceaux libéro-ligneux persistent jusqu'à la maturité, entourés d'une petite quantité de parenchyme cellulosique.

Tégument. — Le développement suit la règle générale décrite pour le *Sonchus*. Le faisceau nourricier suit la course habituelle.

Cependant l'*épiderme externe est complètement résorbé au cours du développement*, et l'ensemble du tégument est réduit à une couche membraniforme mince, limitée par une seule assise protéique. Les faisceaux ne sont pas complètement résorbés, et permettent de s'orienter à la maturité complète.

Nous n'avons décélé aucun organe sécréteur.

Les caractères décrits plus haut, ont été trouvés dans les espèces suivantes : *T. barbata* Gaertn., *T. coronopifolia* Biv., *T. umbellata* Bertol.

Genre **Rhagadiolus** Juss.

Péricarpe. — La paroi ovarienne ne subit pas de résorption importante au cours du développement. Elle renferme cinq faisceaux libéro-ligneux. Le parenchyme carpellaire se sclérifie fortement, à l'exception de l'épiderme, dont les membranes restent minces, et de deux ou trois assises internes, qui demeurent cellulosiques. La région sclérifiée est interrompue chez le *Rh. stellatus* Gaertn. (fig. 86), par des bandes de tissu cellulosique, dont les cellules ont une paroi mince. Ces bandes cellulosiques manquent dans le *Rh. hedypnois* All.

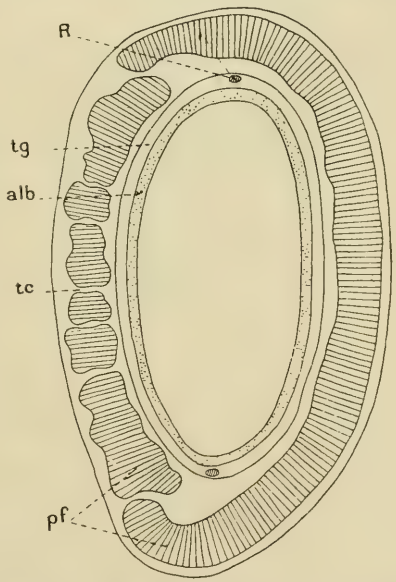


Fig. 86. — *Rhagadiolus stellatus.* Coupe transv. du fruit mûr : *pf*, parties fibreuses du péricarpe ; *tc*, travée cellulosique ; *tg*, tégument; *R*, faisceau du raphé ; *alb*, résidu de l'albumen. — Gr. : 55.

Tégument. — Le développement général de cette enveloppe ne présente rien de particulier. Les cellules épidermiques sont petites, arrondies et à membranes minces et lignifiées à la maturité. Le parenchyme tégumentaire, très réduit,

contient des cristaux d'oxalate, et se trouve formé par une zone membraniforme interne, contenant la bouche vasculaire et limitée intérieurement par deux assises d'albumen.

L'appareil sécréteur fait défaut dans le péricarpe des deux espèces que nous avons étudiées, et dont les noms ont été cités plus haut.

Sous-tribu des Léontodinées.

Genre **Hypochœris** L.

Péricarpe. — On distingue dans la paroi de l'ovaire jeune six faisceaux libéro-ligneux. Au cours du développement le péricarpe devient fibreux, à l'exception de deux ou trois assises internes, de l'épiderme et de petits groupes sous-épidermiques, formés chacun de trois à cinq cellules, dont les membranes sont minces et cellulosiques. Au niveau de ces groupes cellulosiques, les cellules épidermiques sont un peu plus grandes

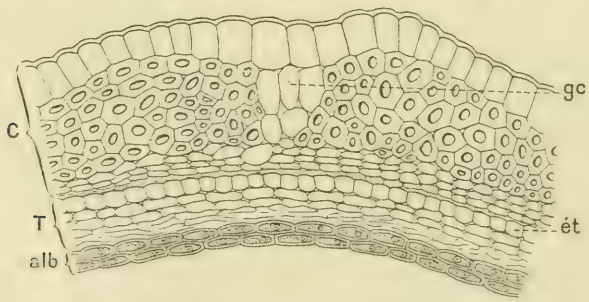


Fig. 87. — *Hypochœris radicata.* Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe : *gc*, groupe de cellules à membranes minces et cellulosiques ; *T*, tégument ; *et*, épid. ext. du tég. ; *alb*, couche protéique. — Gr. : 360.

(fig. 87). On retrouve des vestiges des cordons conducteurs à la maturité.

Tégument. — Son développement suit la règle générale. L'épiderme externe est formé de petites cellules arrondies. Le parenchyme tégumentaire est entièrement résorbé ou aplati, sauf au niveau de la boucle vasculaire, qui est entourée de quelques cellules. La limite interne du tégument est formée par l'assise protéique unique, ou parfois double, l'interne étant très aplatie.

L'appareil sécréteur manque complètement.

Ces caractères sont communs aux espèces suivantes : *H. radicata* L., *H. variegata* Baker, *H. glabra* L., *H. taraxacoides* Lois., *H. maculata* L., *H. pinnatifida* Cyr. ; *H. lævigata* L., *H. æthnensis* L.

Genre **Urospermum** Scop.

Péricarpe. — La paroi de l'ovaire, à surface lisse à l'état jeune, est lacuneuse et formée de cellules arrondies dans la partie interne. La partie externe est homogène, sans méats, et contient cinq faisceaux libéro-ligneux. L'épiderme interne est interrompu par les deux cordons conducteurs en deux endroits opposés.

Au cours de l'évolution, on observe en certains points le

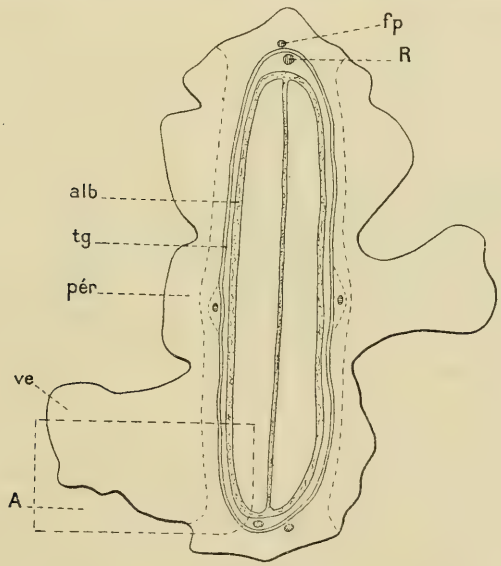


Fig. 88. — *Urospermum picroïdes.* Coupe transv. du fruit mûr : *pér*, péricarpe : *ve*, verrue du fruit ; *fp*, faisceau carpellaire ; *tg*, tégument ; *alb*, résidu de l'albumen ; *R*, faisceau du raphé ; *A*, partie représentée avec détail par la figure 89. — Gr. : 70.

développement du parenchyme carpellaire, donnant naissance aux nombreuses verrues qu'on remarque à la surface du fruit (fig. 88 et 89). La partie interne ne subit pas de résorption sensible. L'inuline est abondante dans la partie interne du péricarpe.

Tégument. — Ce que nous avons dit au sujet du *Sonchus* peut

se répéter ici. L'épiderme est formé de petites cellules arrondies, et se lignifie. L'oxalate, en petits cristaux prismatiques, est

Fig. 89. — *Urospermum picroides*. Détail de la portion *A* (fig. 88) : *C*, péricarpe au niveau d'une verrue du fruit ; *T*, tégument; *alb*, couche protéique. — Gr. : 250.

assez abondant. La couche membraniforme, résultant de la résorption des assises tégumentaires et contenant la boucle du faisceau, est limitée intérieurement par deux assises protéiques.

Il n'existe aucun organe sécréteur dans ce genre. L'*U. picroides* Schm. et l'*U. Dalechampii* Schm. répondent tous les deux aux caractères précédents.

Genre **Leontodon** L.

Péricarpe. — A l'état jeune, l'enveloppe de l'ovaire est à peu près homogène et renferme cinq faisceaux libéro-ligneux. Les cordons conducteurs sont petits, et possèdent les caractères figurés pour l'*Echinops*. En vieillissant, le parenchyme carpel-

laire se sclérifie fortement, surtout dans la partie interne, l'épiderme seul conserve ses membranes minces. Au contact du tégument séminal on observe aussi une ou deux assises de cellules à parois minces.

On trouve, comme chez les *Hypochœris* (fig. 87), des groupes de trois ou quatre cellules à membranes minces, régulièrement disposées sous l'épiderme, au niveau de vallécules peu profondes séparées par des côtes très peu accentuées.

Tégument. — Tout ce qui a été dit pour le tégument des *Hypochœris* s'applique à celui des *Leontodon*.

On observe également ici deux assises protéiques.

L'appareil sécréteur n'est représenté à aucun stade du développement.

Toutes les espèces étudiées présentent les mêmes caractères. Ce sont : *L. alpinus* Vill., *L. asper* Rchb., *L. autumnalis* L., *L. crispus* Vill., *L. hastilis* L., *L. hispidus* L., *L. proteiformis* Vill., *L. pyrenaicus* Gouan., *L. Villarsii* Lois., *L. tuberosus* L., *L. hirtus* L.

Genre **Kalbfussia** Sch. (= *Leontodon* L.)

La structure du péricarpe mûr du *K. Salzmanni* Pom. distingue cette plante des espèces du genre *Leontodon*. En dehors des groupes de petites cellules sous-épidermiques à parois minces, rencontrés chez les *Leontodon*, il existe d'autres groupes intermédiaires de grandes cellules, à membranes lignifiées mais peu épaissies, et présentant de nombreuses ponctuations. Ces groupes sont assez régulièrement disposés, et en général deux fois plus nombreux que les premiers.

Genre **Picris** L.

Péricarpe. — L'ovaire jeune est pourvu d'une paroi homogène et sans méats dans la région externe, lacuneuse vers l'intérieur, et pourvue de deux cordons conducteurs logés dans des dépressions correspondantes du tégument.

Il n'y a pas de résorption sensible de la partie interne du péricarpe, dont on retrouve les cordons conducteurs à la maturité. La région externe homogène devient fibreuse, à l'exception de l'épiderme dont les parois restent minces, et dont

les cellules s'allongent plus ou moins, de façon à donner des plages nombreuses, et assez irrégulièrement réparties, de très petits poils à parois minces. La partie interne du péricarpe ne subit pas de résorption sensible : ses éléments restent minces et cellulosiques.

Tégument. — La structure générale du tégument jeune ou mûr, rappelle exactement celle de la plupart des Liguliflores précédemment décrites. L'épiderme externe est encore formé, à la maturité, par de petites cellules arrondies, dont la membrane est épaissie et lignifiée suivant un fer à cheval dont les branches sont tournées vers l'extérieur. L'oxalate en petits prismes abonde dans la zone externe du tégument jeune.

On trouve à l'intérieur deux assises protéiques.

Les caractères précédents sont ceux du *P. hieracioides* L.

Le *P. echioides* L. présente un péricarpe formé, à la maturité, d'éléments scléreux plus grands, moins régulièrement polyédriques et moins épaissis que dans le *P. hieracioides* L.

Dans le *P. saharæ* Batt., le péricarpe n'est pas uniformément fibreux. Il contient une quinzaine de paquets de fibres, parfois reliés vers leur partie interne par une mince bande fibreuse. Ces paquets s'avancent jusque sous l'épiderme. Ils sont séparés par des îlots de six à huit grandes cellules lignifiées, dont le volume est plus considérable vers l'extérieur que vers l'intérieur, et dont les membranes sont pourvues de nombreuses ponctuations.

Le péricarpe du *P. getula* Pom. est, comme le précédent, pourvu de nombreux paquets de fibres, de volumes assez irréguliers, occupant toute la largeur du péricarpe. L'épiderme externe offre des poils unicellaires assez développés, nombreux surtout au niveau des paquets de fibres.

Le *P. pauciflora* Willd. et le *P. Sprengeriana* Poir. ne diffèrent pas du *P. hieracioides* décrit plus haut.

Toutes les espèces précédentes sont dépourvues d'organes sécréteurs.

Genre **Helminthia** Juss (= *Picris* L.)

L'*Helminthia aculeata* D.C. est la seule espèce de ce genre qui, pourvue d'un synonyme dans le genre *Picris*, ait montré des

caractères permettant de la distinguer nettement de ce dernier.

Le péricarpe présente, en effet, de très nombreux laticifères anastomosés dans la région externe du péricarpe jeune.

A la maturité, on observe de petits paquets de fibres séparés par un parenchyme cellulosique lacuneux. Ces paquets forment onze côtes peu prononcées.

L'orcanette acétique permet de déceler quelques laticifères à la maturité complète.

Genre **Scorzonera** L.

Péricarpe. — L'ovaire jeune est pourvu d'une paroi lacuneuse, à éléments arrondis vers l'intérieur, homogène et sans méats vers l'extérieur. On y trouve de très nombreux et gros laticifères anastomosés, mis en évidence par l'orcanette acétique (fig. 90). L'appareil conducteur est représenté par cinq faisceaux libéro-ligneux.

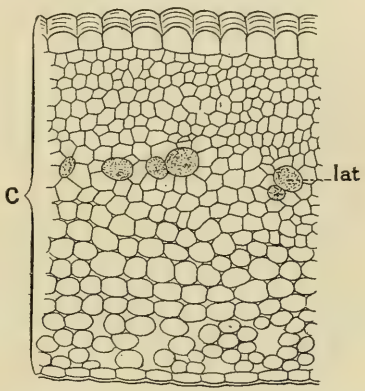


Fig. 90. — *Scorzonera hispanica.* Coupe transv. de la paroi de l'ovaire jeune : *C*, paroi de l'ovaire ; *lat*, laticifères — Gr. : 300.

Pendant le développement, le péricarpe se sclérifie irrégulièrement. Le fruit se munit de côtes peu prononcées. L'épiderme externe reste cellulosique, sa cuticule est épaisse. Le reste du péricarpe est sclérifié plus fortement à l'intérieur qu'à l'extérieur ; cependant, sur la face interne se trouve un peu de tissu dont les éléments sont restés cellulosiques et minces.

Dans la région moyenne du péricarpe mûr, c'est-à-dire au sein du tissu scléreux, on observe cinq groupes de grandes cellules à membranes minces et cellulosiques, qui sont plus ou moins complètement résorbées, donnant ainsi naissance à cinq lacunes (fig. 91).

L'orcanette acétique permet de constater qu'à la maturité, les laticifères ont leurs parois sclérifiées, comme le reste du péricarpe.

Tégument. — Nous n'avons rien de particulier à signaler, au

sujet du développement général de cette enveloppe. Les cellules épidermiques, petites et arrondies, sont d'un volume sensiblement égal à celui des cellules sous-jacentes. Le parenchyme est réduit, à la maturité, à deux ou trois assises et à une lame membraniforme, limitée par deux assises protéiques, dont l'interne est plus ou moins aplatie. Le faisceau nourricier décrit une boucle très nette (fig. 91).

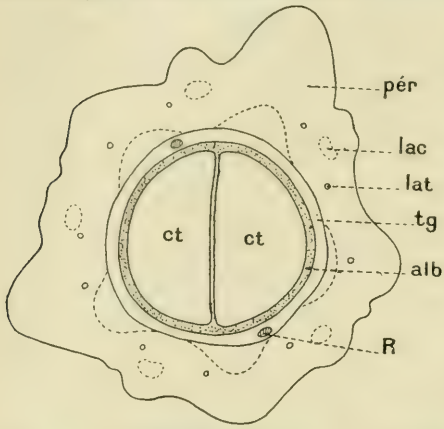


Fig. 91. — *Scorzonera hispanica*. Coupe transv. du fruit mûr : *pér*, péricarpe : *lac*, lacune : *lat*, lacitifère ; *tg*, tégument ; *alb*, résidu de l'albumen ; *R*, faisceau du raphé ; *ct*, cotylédons. — Gr. : 20.

La position de l'embryon est variable. Le plan de symétrie de l'ovule générateur, qui coïncide avec le plan formé par la boucle vasculaire, n'est plus en rapport avec le plan formé par la commissure des cotylédons. Ces deux plans peuvent coïncider, être perpendiculaires, ou occuper une position intermédiaire quelconque.

La plupart des espèces étudiées répondent à ces caractères. Ce sont : *S. deliciosa* D.C., *S. eriosperma* Bieb., *S. hispanica* L., *S. humilis* L., *S. parviflora* Jacq., *S. villosa* Scop.

Quant aux *S. alpina* Hop. et *S. cana* Hoffm., ils présentent une structure identique à celle des espèces appartenant au genre *Podospermum* que nous allons décrire.

Genre **Podospermum** D. C. (= **Scorzonera** L.).

Ce genre, créé par de Candolle, se différencie assez nettement des *Scorzonera* par la structure du péricarpe. On constate, en effet, l'absence des cinq lacunes ou des cinq groupes de cellules à membranes cellulosiques, et aussi l'absence complète de laticifères.

La zone moyenne du péricarpe présente une structure particulière. Les cellules s'allongent suivant l'horizontale, et

s'épaississent sans toutefois se lignifier ; de sorte que ces éléments ne fixent pas le vert d'iode (fig. 92).

Le tégument séminal mûr est limité intérieurement par deux assises protéiques. La position de l'embryon est variable comme dans le genre *Scorzonera*.

Ces caractères sont communs aux *P. laciniatum* D.C., et au *P. calcitrapifolium* D.C.

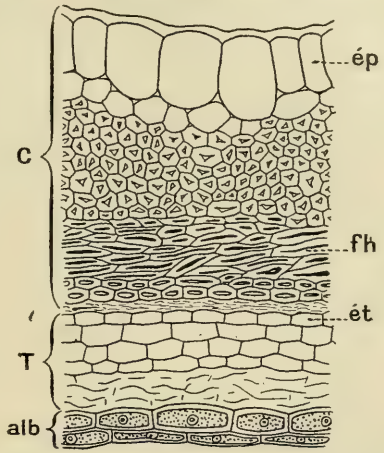


Fig. 92. — *Podospermum laciniatum*. Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péri, carpe ; *ép*, épiderme du péricarpe ; *fh*-fibres à direction horizontale ; *T*, tégument ; *ét*, épid. du tég. ; *alb*, couche protéique. — Gr. 480.

Genre **Tragopogon** Tourn.

Le péricarpe et le tégument séminal se développent exactement comme dans le genre *Scorzonera*. La structure définitive est la même. Les laticifères sont abondants dans la paroi de l'ovaire et du fruit.

Cependant, on ne trouve qu'une assise protéique nettement distincte à la maturité. La position de l'embryon est également variable dans ce genre.

Nous avons rencontré les mêmes caractères chez : *T. brevirostris* D.C., *T. floccosus* Wal et Kit., *T. major* Jacq., *T. orientalis* L., *T. porrifolius* L., *T. pratensis* L.

Genre **Geropogon** L. (= **Tragopogon** Tourn.).

Le *G. glabrum* L. diffère des espèces du genre précédent, par un caractère anatomique important, qui appuie fortement les caractères morphologiques et justifie la créaction de ce genre par Linné.

Le péricarpe y est, à tous les stades, complétement dépourvu de laticifères. Les autres caractères sont ceux des *Tragopogon*. Cependant on trouve, à la maturité, deux assises protéiques très nettes.

Sous-tribu des Crépidinées.

Genre **Pterotheca** Cass.

Péricarpe. — Notre étude a porté sur les ovaires des fleurs situées au centre du capitule du *Pterotheca nemausensis* Cass.

Le parenchyme carpellaire, peu épais, présente cinq faisceaux libéro-ligneux. L'épiderme interne est interrompu en deux endroits opposés, par deux cordons conducteurs de faible volume.

Au cours du développement se différencient dix ou douze petits paquets de fibres, produisant autant de côtes peu accentuées. Les cellules épidermiques se développent très légèrement vers l'extérieur, surtout au niveau des côtes, en donnant des sortes de poils extrêmement courts.

Tégument. — Le développement du tégument présente ici une particularité que nous avons déjà signalée dans le genre *Tolpis* (p. 123). Le parenchyme tégumentaire, et l'épiderme formé de petites cellules arrondies, sont complètement résorbés à la maturité, de sorte que les deux assises protéiques sont en contact direct avec le péricarpe, ou n'en sont séparées que par une très mince couche membraniforme, où l'on rencontre quelques cristaux d'oxalate provenant de l'assise sous-épidermique, dont les cellules contenaient chacune un cristal. On retrouve, bien que difficilement, quelques vaisseaux provenant du faisceau nourricier.

Les membranes de l'assise protéique externe sont fortement épaissies. L'appareil sécréteur fait défaut.

Genre **Rodigia** Spreng.

Le *R. commutata* Sprg. présente un développement et une structure rappelant en tous points ceux du *Pterotheca*.

L'appareil sécréteur fait également défaut dans ce genre.

Genre **Andryala** L.

Péricarpe. — L'enveloppe de l'ovaire possède, à tous les stades, une très faible épaisseur, comme dans les deux genres qui précèdent. On voit apparaître de bonne heure une dizaine de

côtes très nettes, dans lesquelles le parenchyme sous-épidermique devient fibreux. L'épiderme reste cellulosique, ses cellules s'accroissent très légèrement vers l'extérieur au niveau des côtes. Entre les côtes, la région externe du péricarpe est sclérifiée. La région interne reste cellulosique aussi bien entre les côtes qu'à leur niveau, et se trouve plus ou moins aplatie à la maturité, mais sans résorption sensible.

Tégument. — La résorption du tégument s'étend jusqu'à l'épiderme. Ce dernier, toutefois, n'est pas résorbé, et on le retrouve à la maturité formé de cellules petites, légèrement allongées dans le sens tangentiel. Au voisinage du faisceau, quelques cellules conservent leur structure. Tout le reste est résorbé ou aplati, membraniforme, et limité par deux assises d'albumen dont les membranes sont épaissies au contact du tégument.

L'appareil sécréteur fait complètement défaut.

Ces caractères se retrouvent dans les espèces suivantes : *A. candidissima* Desf., *A. ragusina* L., *A. sinuata* L., *A. varia* Lowe.

Genre **Chondrilla** L.

Péricarpe. — Le parenchyme carpellaire renferme cinq faisceaux qui persistent nettement jusqu'à la maturité, accompagnés d'une douzaine de côtes présentant chacune un paquet de fibres. Les cellules épidermiques se développent légèrement, et s'épaississent vers l'extérieur au niveau des côtes. La région interfasciculaire reste cellulosique, ainsi que la zone interne. Parfois les paquets de fibres sont réunis extérieurement, par une ou deux assises de cellules sous-épidermiques, légèrement sclérifiées, et munies de nombreuses ponctuations (fig. 93).

Tégument. — Le parenchyme du tégument contenant la boucle fasciculaire subit une résorption très avancée, qui n'épargne que deux ou trois assises de cellules sous-épidermiques, et l'épiderme formé de cellules très légèrement allongées dans le sens tangentiel. Les membranes épidermiques sont lignifiées et minces à la maturité; leur lignification est plus intense sur les parties internes et latérales qu'à l'extérieur.

L'oxalate de chaux abonde dans la zone externe du tégument jeune, où il est uniformément répandu, et ne présente pas de

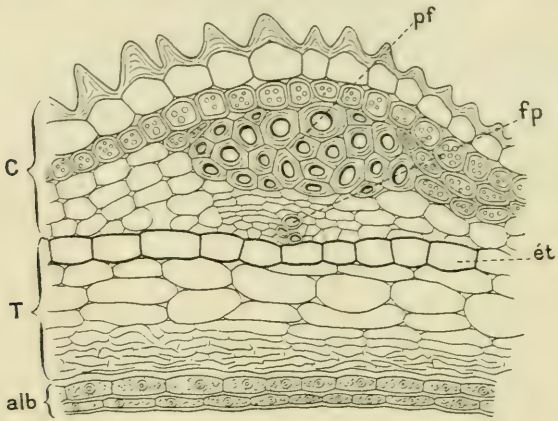


Fig. 93. — *Chondrilla clevirostris.* Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *pf*, paquet de fibres ; *fp*, faisceau carpellaire ; *T*, tégument ; *ét*, épid. du tég. ; *alb*, couche protéique. — Gr. : 385.

localisation dans l'assise sous-épidermique. Le résidu de l'albumen est représenté par deux assises protéiques dont l'interne est souvent aplatie (fig. 93).

Nous n'avons caractérisé aucun organe sécréteur.

La structure est la même dans les trois espèces étudiées : *Ch. juncea* L., *Ch. latifolia* Bieb., *Ch. clevirostris* Rchb.

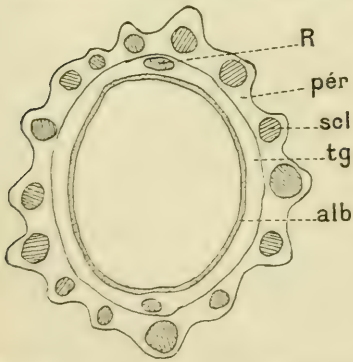


Fig. 94. — *Taraxacum dens-leonis.* Coupe transv. du fruit mûr : *pér*, péricarpe ; *scl*, paquet de fibres ; *tg*, tégument séminal ; *R*, faisceau du raphé ; *alb*, résidu de l'albumen. — Gr. : 110.

Genre **Taraxacum** Hall.

Péricarpe. — La paroi de l'ovaire contient quatre faisceaux libéro-ligneux. Durant le développement on voit se différencier une quinzaine de côtes. Chaque côte renferme un paquet de fibres formées aux dépens du parenchyme carpellaire (fig. 94). Les paquets fibreux sont réunis par un parenchyme cellulosique et mince, parfois lignifié et à membranes ponctuées. L'assise sous-épidermique

ne prend aucune part à la formation de ces paquets ; les membranes des cellules de cette assise sont légèrement sclérifiées et pourvues de nombreuses ponctuations. L'épiderme possède une cuticule assez épaisse.

Tégument. — Le développement du tégument séminal suit la règle générale. L'oxalate est abondant dans la zone externe et se présente en petits prismes. Les cellules épidermiques sont petites et arrondies. Tout le reste est membraniforme et limité par une ou deux assises protéiques dont l'interne est très aplatie.

Nous n'avons caractérisé aucun organe sécréteur.

Le *T. dens-leonis* Desf. est la seule espèce étudiée.

Genre **Zollikoferia** D.C.

Péricarpe. — Le développement général ne donne lieu, ici, à aucune remarque particulière. On trouve, à la maturité, un grand nombre de faisceaux de fibres épaisses, formant des côtes très peu accentuées. Le parenchyme interfasciculaire est faiblement épaissi et lignifié. L'épiderme externe produit de nombreux poils unicellulaires, à membranes cellulosiques, assez longs, surtout au niveau des côtes, et arrondis à leur extrémité.

On retrouve nettement des restes des cordons conducteurs.

Tégument. — L'épiderme externe est formé de petites cellules arrondies. Le parenchyme tégumentaire est réduit, à la maturité, à une couche membraniforme, sauf au niveau de la boucle vasculaire qui est entourée de quelques cellules.

Peu de temps avant la maturité, on retrouve nettement les cellules de l'assise externe de l'albumen, vides et à parois très minces, puis l'assise protéique unique, qui correspond, ici comme ailleurs, à la deuxième assise de l'albumen.

L'appareil sécréteur manque complètement.

Ces caractères sont communs au *Z. nudicaulis* Boiss. et au *Z. spinosa* Boiss.

Genre **Sonchus** Tourn.

Le développement du péricarpe et du tégument séminal chez le *S. oleraceus* L., a été étudié avec détail dans le deuxième chapitre.

Ce qui a été dit s'applique à toutes les autres espèces étudiées.

L'appareil sécréteur fait complètement défaut dans ce genre.

Les espèces dont les noms suivent ne présentent pas de différences sensibles. Ce sont : *S. arvensis* L., *S. asper* Gaertn., *S. fruticosus* L., *S. maritimus* L., *S. oleraceus* L., *S. palustris* L., *S. Plumieri* St-Lag., *S. squarrosus* D.C., *S. tenerrimus* L.

Genre **Lactuca** L.

Péricarpe. — On ne trouve dans le parenchyme carpellaire que deux faisceaux situés au niveau des deux nervures médianes. De bonne heure se différencient une quinzaine de côtes, renfermant

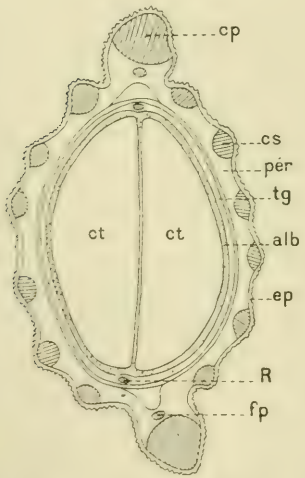


Fig. 95. — *Lactuca scariola.* Coupe transv. du fruit mûr : *pér*, péricarpe ; *ép*, épiderme ; *cp*, côte principale pourvue d'un gros paquet de fibres ; *cs*, côte secondaire ; *fp*, faisceau carpellaire ; *tg*, tégument ; *R*, faisceau du raphé ; *alb*, résidu de l'albumen ; *ct*, cotylédons. — Gr. : 70.

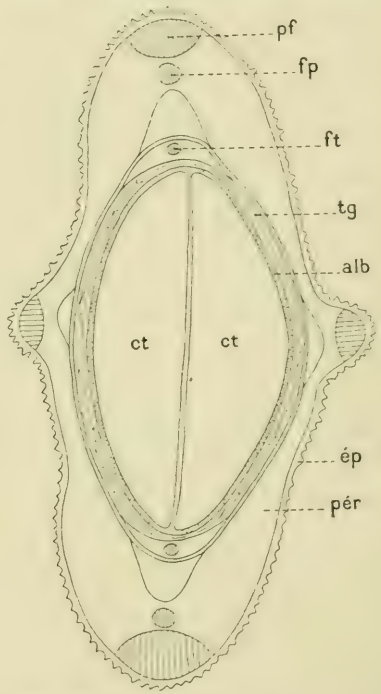


Fig. 96. — *Lactuca perennis.* Coupe transv. du fruit mûr : *pér*, péricarpe ; *pf*, paquet de fibres d'une côte principale ; *fp*, faisceau carpellaire ; *ép*, épiderme ; *tg*, tégument ; *ft*, faisceau du raphé ; *alb*, résidu de l'albumen ; *ct*, cotylédons. — Gr. : 70.

chacune un paquet de fibres. Deux de ces paquets, situés au niveau des nervures médianes, sont plus développés que les autres (fig. 95). Le parenchyme du péricarpe situé entre

les fibres, est formé de cellules à parois minces et lignifiées. La partie interne, cellulosique, est peu épaisse et plus ou moins aplatie. Les cellules épidermiques s'accroissent légèrement en donnant des sortes de poils très courts et très nombreux (fig. 95).

Les deux cordons conducteurs sont petits (fig. 40) et complètement résorbés ou désagrégés à la maturité.

Tégument. — Cette enveloppe présente les deux zones caractéristiques et une boucle vasculaire. A la maturité on trouve un épiderme dont les éléments sont petits, arrondis, et à membranes minces et lignifiées. Le reste est presque entièrement aplati ou résorbé, et limité intérieurement par deux assises protéiques, dont les membranes sont fortement épaissies au contact du tégument.

L'appareil sécréteur fait défaut.

Les caractères précédents se rencontrent dans les espèces suivantes : *L. Dregeana* D. C., *L. muralis* Mey., *L. quercina* L., *L. saligna* L., *L. sativa* L., *L. scariola* L., *L. virosa* L.

Le *L. perennis* L., possède une structure particulière. Le péricarpe ne présente que quatre côtes à la maturité : deux, volumineuses, placées au niveau des nervures médianes; deux, plus petites, au niveau des sutures, et pourvues chacune d'un paquet de fibres (fig. 96).

Genre **Picridium** Desf.

Péricarpe. — La surface de l'ovaire, à peu près lisse à l'état jeune, se différencie peu à peu et produit cinq côtes très développées à la surface du fruit. Le parenchyme carpellaire contient cinq petits faisceaux libéro-ligneux qu'on retrouve à la maturité.

Les côtes sont formées d'un épiderme à parois cellulosiques et minces, limitant un massif de grandes cellules pourvues d'épaississements réticulés, et de structure analogue au péricarpe de *Moscharia* (fig. 81). Dans la région interne de chacune de ces côtes, on trouve plusieurs paquets de fibres de volumes inégaux, le paquet médian plus développé que les paquets latéraux. Ces côtes sont reliées entre elles, à la base, par une mince couche de tissu cellulosique.

Tégument. — L'oxalate de chaux prismatique, abonde dans

la zone externe du tégument jeune, où il est réparti uniformément. L'épiderme externe est encore ici formé de petits éléments arrondis. Les tissus sous-épidermiques, écrasés ou résorbés à la maturité, présentent les cristaux d'oxalate accumulés au voisinage de l'épiderme. On rencontre à l'intérieur, au contact de l'embryon, deux assises protéiques, l'interne plus ou moins écrasée.

Le faisceau libéro-ligneux décrit une boucle très nette.

L'appareil sécréteur manque complètement.

Ces caractères sont communs aux deux espèces suivantes : *P. tingitanum* Desf., *P. vulgare* Desf.

Genre **Crepis** L.

Péricarpe. — Dans le jeune âge, l'enveloppe ovarienne est lacuneuse dans la partie interne, homogène sans méats vers l'extérieur, et renferme cinq faisceaux libéro-ligneux. Les deux cordons conducteurs sont petits et formés de cellules arrondies juxtaposées (fig. 39). Bientôt se dessinent de petites côtes, au-dessous desquelles se différencient autant de paquets de fibres épaisses. Ces paquets, à peu près arrondis (fig. 97), sont de volumes inégaux et séparés par un parenchyme cellulosique à membranes minces et à nombreux méats. Les parois des cellules de l'épiderme restent minces et cellulosiques. Les faisceaux sont peu apparents à la maturité.

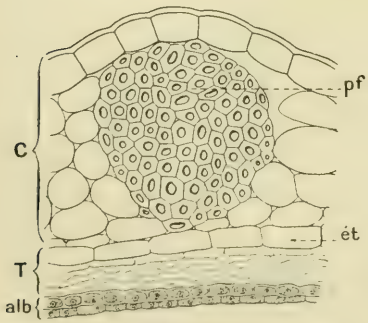


Fig. 97. — *Crepis biennis.* Coupe transv. du fruit mûr : *C*, péricarpe ; *pf*, paquet de fibres ; *T*, tégument ; *ét*, épid. du tég. ; *alb*, couche protéique. — Gr.: 320.

Le péricarpe n'est pas sensiblement résorbé.

Tégument. — Les deux zones se développent selon la marche indiquée pour le *Sonchus*. L'oxalate est assez abondant et disséminé dans la zone externe. Le faisceau forme une boucle très nette. L'épiderme externe est formé, à la maturité, de cellules légèrement développées dans le sens tangentiel. Le reste du tégument, très aplati et mem-

braniforme, est limité intérieurement par deux assises protéiques dont l'interne est souvent aplatie (fig. 97).

L'appareil sécréteur fait défaut.

Nous avons rencontré ces caractères dans les espèces suivantes : *C. alpina* L., *C. balearica* Cost., *C. biennis* L., *C. bellidifolia* Lois., *C. blattarioides* Vill., *C. Dioscoridis* L., *C. fœtida* L., *C. grandiflora* Tausch., *C. lacera* Ten., *C. montana* Rchb., *C. parviflora* Desf., *C. Reuteriana* Boiss., *C. rubra* L., *C. rigida* Wald., *C. taraxacifolia* Willd., *C. tectorum* L., *C. virens* L.

Le *C. agrestis* Bieb. présente une structure particulière. En effet, les paquets de fibres du péricarpe sont réunis, non par un tissu cellulosique, mais par un conjonctif dont les éléments sont lignifiés et pourvus d'un réseau d'épaississements très réguliers.

Genre **Hieracium** L.

Péricarpe. — Ce genre présente nettement les caractères des Liguliflores. La paroi ovarienne, peu épaisse, renferme cinq faisceaux. Elle est lacuneuse vers l'intérieur, homogène vers l'extérieur. Au-dessous de l'épiderme se différencient une ou deux assises de fibres. On en observe parfois un plus grand nombre, au niveau des côtes toujours peu accentuées. L'épiderme externe est pourvu à la maturité, de parois radiales minces et d'une cuticule nette.

La partie interne du péricarpe reste cellulosique, et cette région cellulosique est plus développée au niveau des côtes que dans les sillons. On retrouve facilement les cinq faisceaux à la maturité. Les cordons conducteurs présentent la même structure que ceux des *Crepis* (fig. 39).

Tégument. — Nous n'avons rien de particulier à signaler au point de vue du développement général de cette enveloppe. On rencontre de nombreux petits prismes d'oxalate, disséminés dans la zone externe.

Il nous a été donné de suivre très nettement, dans ce genre, l'évolution de l'assise externe de l'albumen et du suçoir, et leur résorption.

A la maturité, l'épiderme se montre formé de petits éléments lignifiés et arrondis. Le reste du tégument est très écrasé,

membraniforme, et limité vers l'intérieur par deux assises protéiques dont l'interne est souvent très aplatie.

Ici, comme chez la plupart des Liguliflores, l'appareil sécréteur fait défaut dans la paroi de l'ovaire.

Ces caractères sont communs à toutes les espèces étudiées : *H. æstivum* Fries, *H. amplexicaule* L., *H. aurantiacum* L., *H. auricula* L., *H. bitense* Schultz., *H. boreale* Fries, *H. bupleuroides* Gm., *H. canadense* Mich., *H. Commersonii* Monn., *H. crinitum* Sibth., *H. dentatum* Hopp., *H. fastigiatum* Tausch., *H. florentinum* Jacq., *H. Friwaldii* Reichb., *H. glanduliferum* Hop., *H. glaucum* All., *H. intybaceum* Jacq., *H. Jacquini* Vill., *H. lanatum* Vill., *H. murorum* L., *H. pallidum* Biv., *H. petræum* Friwald., *H. pilosella* L., *H. politum* Fries., *H. prenanthoides* Vill., *H. pulmonarioides* Vill., *H. rigidum* Hartm., *H. sabaudum* L., *H. saxatile* Vill., *H. speciosum* Horn., *H. spicatum* All., *H. sylvaticum* Tausch., *H. transsilvanicum* Schur., *H. tridentatum* Fries., *H. umbellatum* L., *H. villosum* Jacq., *H. vulgatum* Fries.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les caractères généraux, propres au développement et à la structure définitive du fruit des Composées étudiées, trouvent leur maximum de netteté dans les deux espèces prises pour types et étudiées au chapitre II.

Nous exposerons brièvement ici les plus importants de ces caractères, et les variations les plus remarquables dont ils sont l'objet,

Nucelle. — Le nucelle est un petit mamelon comprenant un épiderme et un très petit nombre de cellules, dont l'une, sous-épidermique, se développe de façon à occuper tout l'espace limité par l'épiderme du mamelon. La division de cette cellule aboutit à la production de deux, puis de quatre cellules, superposées suivant l'axe du nucelle. La cellule inférieure donne le sac embryonnaire ; il n'y a donc pas d'anticlines.

Pendant l'évolution du sac, les trois autres cellules-mères sont aplaties et résorbées, en même temps que l'épiderme du nucelle.

Après la fécondation, l'embryon se développe aux dépens de l'albumen, qui s'accroît lui-même en digérant le tissu du tégument.

Assise externe de l'albumen. — On observe la multiplication des cellules de l'assise externe de l'albumen, dans la région voisine des antipodes, de façon à donner un amas cellulaire spécial. Cet amas, ainsi que les autres régions non dédoublées de la même assise, persistent avec des caractères de vitalité pendant la résorption du tégument. Nous leur attribuons un rôle important dans la résorption définitive du parenchyme tégumentaire, dont la digestion est commencée par l'épiderme interne du tégument, différencié en assise digestive au niveau du sac. La présence d'un tissu digestif plus résistant, est en rapport avec le plus grand volume de parenchyme à digérer sous la chalaze.

L'assise externe de l'albumen est, ordinairement, complètement résorbée à la maturité. Quant au mamelon digestif, ou

suçoir, il est écrasé, très réduit, et dépourvu de structure.

L'assise ou les assises protéiques ne représentent donc, chez les Composées, que la partie sous-épidermique de l'albumen. On sait qu'il n'en est pas de même dans les autres familles, où l'on retrouve une assise d'albumen (assise protéique) dans la graine mûre.

Ces faits ont un caractère général qui leur donne un grand intérêt. Nous les avons observés dans toutes les Composées dont nous avons suivi pas à pas le développement de l'albumen, et dans beaucoup d'autres qui ont présenté seulement quelques stades de ce même développement.

Tégument. — Nous confirmons les résultats obtenus par Guignard sur le développement du tégument séminal dans cette famille.

Cette enveloppe, d'abord homogène, différencie la partie interne de son épiderme en assise digestive, au contact du sac. Cette assise digestive commence son œuvre de dissolution, avant même que le sac embryonnaire ait cessé de grandir, c'est-à-dire bien avant la fécondation. Il s'ensuit qu'à ce moment, le tégument ovulaire est déjà divisé en deux zones : l'une, interne, à membranes gélifiées, enveloppant le sac depuis la limite interne du canal micropylaire jusqu'au-dessous et à une distance très appréciable de la chalaze ; l'autre, externe, homogène, non gélifiée, parcourue par une boucle vasculaire, et limitée extérieurement par un épiderme dont les caractères sont très variables. Les deux zones sont souvent riches en cristaux prismatiques d'oxalate. L'assise digestive est rapidement résorbée après la fécondation.

Chez les Liguliflores, l'épiderme externe est presque toujours formé de petites cellules, plus ou moins différenciées et plus ou moins arrondies.

Il en est autrement de la plupart des Cynarées (toutes les Carduinées et Centauréinées, que nous appellerions volontiers Cynarées vraies) et de beaucoup de Mutisiées, dont l'épiderme tégumentaire s'accroît et se sclérifie d'une façon souvent très remarquable. Toutefois, le développement radial de cette assise est toujours beaucoup moins marqué chez les Mutisiées que chez les Cynarées typiques.

Le faible développement de l'épiderme du tégument chez les Echinopsidinées et les Carlininées, joint à d'autres caractères (présence fréquente de poils jumeaux, et absence complète, sauf dans le genre *Atractylis*, de cristaux d'oxalate dans le péricarpe), éloigne ces deux groupes des Cynarées, et les rapproche des Mutisiées.

En définitive, le tégument séminal se trouve formé à la maturité, chez les Composées, d'un épiderme externe, très rarement résorbé (*Pterotheca*, *Rodigia*, *Tolpis*), d'une couche parenchymateuse de développement variable, parfois nulle, mais le plus souvent formée d'un petit nombre d'assises cellulaires, limitées intérieurement par une couche membraniforme, qui représente le résidu de la zone interne du tégument, et d'une partie de la zone externe.

L'embryon se trouve toujours séparé du tégument par une ou deux assises protéiques, dont l'origine exacte nous est maintenant bien connue. Ce fait, qui ne souffre aucune exception parmi les nombreuses espèces étudiées, vient encore à l'appui des conclusions de Guignard (1) sur la nature de la partie interne de la plupart des téguments séminaux.

En dehors de l'épiderme externe, les autres parties sont sujettes à des variations assez importantes. La vascularisation du tégument est beaucoup plus riche chez les *Crupina* et les *Echinops*. Dans d'autres cas le faisceau s'arrête sous la chalaze (*Onoseris*, *Trixis*, etc.). Le parenchyme sous-épidermique peut aussi présenter quelques particularités; c'est ainsi qu'il peut se lignifier et prendre dans certains cas des épaississements particuliers (*Onopordon*, etc.).

Enfin la couche protéique peut être accompagnée, à la maturité complète, de l'assise externe de l'albumen. Mais, lorsque cette dernière persiste, elle est toujours nettement distincte de l'assise ou des assises protéiques, par l'absence de contenu cellulaire, par les faibles dimensions de ses cellules, et par la minceur de leurs membranes.

Péricarpe. — La paroi de l'ovaire des Liguliflores est caractérisée par l'absence de cristaux d'oxalate de chaux. A l'état jeune elle est ordinairement peu épaisse, lacuneuse dans la

(1) Guignard (L), *loc. cit.*

partie interne, homogène dans la région externe. Pendant le développement, la partie lacuneuse est un peu écrasée ou résorbée, mais la résorption ne porte que sur une très faible quantité de tissu, et ne peut être comparée à ce qui se passe chez les Carduinées et les Centauréinées.

La sclérification, à peu près constante, se fait d'une façon très variable ; elle est tantôt uniforme, tantôt localisée en des points régulièrement disposés et espacés. Mais, quelles que soient les transformations subies par les membranes des cellules de la paroi ovarienne, le nombre des assises cellulaires du péricarpe mûr, est sensiblement le même que celui des assises de la paroi de l'ovaire jeune, ou très peu inférieur.

Les poils portés par le péricarpe sont toujours très peu développés.

Il en est autrement chez les Carduinées et les Centauréinées, dans lesquelles la paroi ovarienne, épaisse, est nettement divisée en deux zones. La zone interne, d'un développement souvent plus considérable que la zone externe, est toujours très riche en gros cristaux prismatiques d'oxalate. La résorption de cette zone est toujours à peu près complète à la maturité ; les cristaux seuls ne subissent aucune résorption.

La sclérification est encore très variable dans ces groupes. Toutefois, on y observe très rarement les paquets de fibres isolés et régulièrement disposés, si fréquents chez les Liguliflores. Les poils sont très rares dans ces deux sous-tribus.

Quant aux Échinopsidinées, Carlininées, et à l'ensemble des Mutisiées, leur péricarpe possède une structure et un développement qui les éloignent des Carduinées et des Centauréinées, et les rapprochent des Liguliflores. L'oxalate fait toujours défaut dans la partie interne. La présence constante de nombreux poils tecteurs, parfois sécréteurs, la structure particulière et constante de ces poils, impriment à ces plantes, comme le fait du reste l'épiderme externe du tégument séminal, un caractère particulier qui les place nettement entre les Tubuliflores et les Liguliflores.

La sous-tribu des Carlininées s'unit, par le genre *Atractylis*, aux « Cynarées vraies » (Carduinées et Centauréinées). Par les autres genres pourvus, comme l'*Atractylis*, de poils jumeaux,

et surtout par le genre *Xeranthemum*, dont la corolle est nettement bilabiée, les Carlininées établissent le passage insensible des « Cynarées vraies » aux Mutisiées.

Les *Echinops* sont un peu plus indépendants par la forme et la structure de leurs poils, mais manifestent cependant une affinité plus grande envers les Mutisiées qu'envers les « Cynarées vraies ».

Dans toutes les Composées que nous avons étudiées, sans exception, la paroi de l'ovaire jeune est toujours pourvue à l'intérieur, et en deux points diamétralement opposés, coïncidant avec les points de suture des carpelles, de deux cordons parenchymateux de volume variable et à membranes plus ou moins gélifiées, qui servent à alimenter les tubes polliniques et à les diriger vers le micropyle de l'ovule.

Appareil sécréteur. — L'appareil sécréteur n'est jamais représenté dans le tégument séminal des Composées. La paroi de l'ovaire renferme au contraire souvent, chez les Tubuliflores, des canaux sécréteurs et parfois aussi des cellules sécrétrices (*Cynara*), colorables par l'orcanette acétique.

Chez les Liguliflores, trois genres seulement nous ont présenté des laticifères dans la paroi ovarienne. Ce sont les genres *Scorzonera*, *Tragopogon*, *Helminthia*.

Les poils sécréteurs abondent sur l'épiderme de beaucoup de Mutisiées. Ils sont très rares chez les Liguliflores et les Cynarées étudiées.

L'absence complète de laticifères dans la paroi de l'ovaire des *Podospermum*, unie à la structure particulière de cette paroi, individualise nettement ce genre. De même, l'absence de laticifères chez le *Geropogon* étudié, éloigne cette plante des *Tragopogon*. Inversement, la présence de laticifères chez l'*Helminthia* étudié, différencie cette plante des *Picris*, qui sont dépourvus d'organes sécréteurs.

D'autres caractères permettent d'établir des distinctions, entre les genres et entre diverses espèces d'un même genre. Nous citerons seulement, ici, ceux qui nous paraissent mériter le plus l'attention.

La position latérale des deux carpelles dans les *Hyoseris* et

les *Scolymus*, et l'absence de plan réel de symétrie dans la fleur, sont des caractères de ces genres.

L'orientation variable de l'embryon chez les *Tragopogon*, *Scorzonera* et *Podospermum*, nous paraît aussi très digne de remarque.

La présence d'un albumen corné très abondant, dans la graine du *Schlechtendalia*, la réduction correspondante de l'embryon, et la résorption de toute la région sous-épidermique du tégument séminal de cette graine, joints aux caractères fournis par le port de la plante, établissent une parenté certaine entre cette plante et la famille des Ombellifères, et plus particulièrement avec le genre *Eryngium*.

La zone chromogène du péricarpe des *Carthamus* et des *Carduncellus* est formée d'éléments d'origine intercellulaire. Les espaces renfermant le pigment ont la valeur de méats.

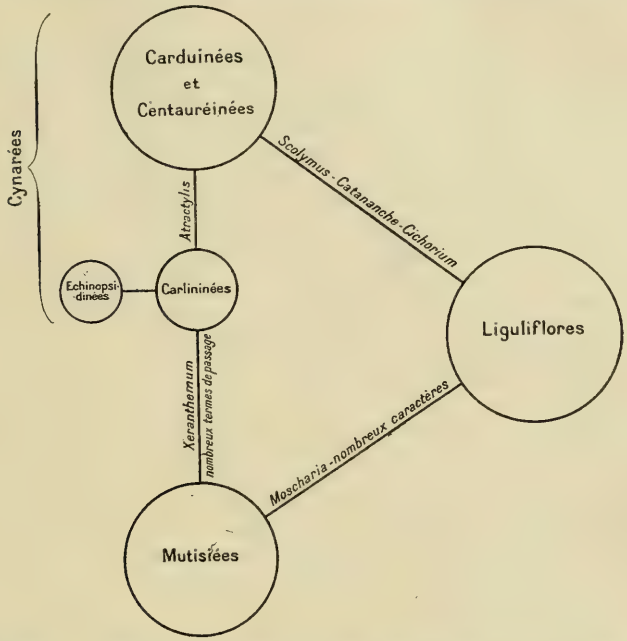
Les *Cirsium* et les *Cnicus* étudiés, à l'exception des *Cnicus benedictus* et *arachnoideus*, ont une structure identique, ce qui rapproche encore ces deux genres et justifie la synonymie établie.

La question du rôle de réserve attribué à l'oxalate par un grand nombre d'auteurs, est tranchée pour le péricarpe des Composées. Ici, en effet, l'oxalate ne diminue qu'apparemment, le dosage chimique montrant qu'il s'accumule et que sa proportion croît au cours du développement.

Enfin, le péricarpe et le tégument séminal nous ont présenté fréquemment des caractères différentiels qui nous ont permis de distinguer presque tous les genres, et parfois aussi les espèces d'un même genre. Nous devons ajouter cependant que les Liguliflores sont très homogènes, et que la différenciation des genres n'y est pas toujours facile, à l'aide des caractères anatomiques que nous y avons observés. Les genres des Tubuliflores, Cynarées ou Mutisiées, présentent le plus souvent de nombreux caractères distinctifs. Nous remarquerons aussi que les données anatomiques viennent souvent au secours des données morphologiques, et permettent d'individualiser certains genres, ou, au contraire, plaident en faveur de leur fusion.

Pour terminer, nous donnons un petit tableau qui rend compte des affinités relatives des divers groupes étudiés. Il

montre les Liguliflores reliées aux Tubuliflores-Cynarées par les genres *Scolymus*, *Catananche*, *Cichorium* ; les Tubuliflores-Cynarées reliées aux Mutisiées par les Échinopsidinées et les



Carlininées, surtout par le genre *Xeranthemum*. Enfin les Mutisiées s'unissent aux Liguliflores par de nombreux caractères anatomiques (réduction fréquente de l'épiderme du tégument, absence complète d'oxalate dans le péricarpe, très faible résorption de la zone interne lacuneuse de ce péricarpe), et aussi par de nombreux caractères morphologiques.

BIBLIOGRAPHIE

Amar, Sur le rôle de l'oxalate de calcium dans la nutrition des végétaux (*Ann. Sc. Nat.*, 8e série, t. XIX, 1904).

Baillon, Histoire des plantes, t. VIII, Paris, 1886.

Balicka-Iwanowska (Mme), Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopétales, (*Flora*, t. LXXXVI, 1899).

Bessey, The comparative morphology of the pistils of the Ranunculaceae, Alismaceae and Rosaceae (*Bot. Gaz.*, novembre 1898).

Billings, Beiträge zur Kenntniss der Samenentwickelung (*Flora*, 1901).

Brandza, Développement des téguments de la graine (*Revue générale de Bot.*, t. III, 1891).

Brown, Some observations on the family of plants called Compositae (*Trans. of Linn. Soc. of London*, vol. XII, 1817).

Capus, Anatomie du tissu conducteur (*Ann. Sc. Nat.*, 6e série, t. VII, 1878).

Cassini, Composées ou Synanthérées (*Dictionn. de Bot.*, vol. X, 1818).

Coker, The develop. of the seed in the Pontederiacees (*Bot. gaz.*, 1907).

Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien. Leipzig, 1895.

Gerdts, Bau und Entwickelung der Kompositenfrucht mit besonderer Berucksichtigung der offizinellen arten (*Thèse inaug.*, Leipzig 1905).

Goldflus (Mathilde), Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées (*Journ. de Bot.*, Morot, 1898-1899).

Guéguen, Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames (Paris, 1901).

Guérin, Recherches sur le développement et la structure anatomique du tégument séminal des Gentianacées (*Journ. de Bot.*, Paris, 1904).

Guignard, Recherches sur le sac embryonnaire (*Ann. Sc. Nat.*, 6e série, t. XIII, 1882).

Guignard, Observations sur les Santalacées (*Ann. Sc. Nat.*, 7e série, t. II, 1885).

Guignard, Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal (*Journ. de Bot.*, 1893).

Hanausek, Zur entwickelungsgeschichte des Perikarps von *Helianthus annuus*, (*Berich. d.d. Bot. Gesellsch.*, t. XX, 1902).

Hanausek, Ueber das Perikarp und Perikarpsekret der Gattung *Carthamus*, (*Berich. d. d. Bot. Gesellsch.*, t. XXIX, 1911).

Harz, Landwirthschaftliche Samenkunde. Berlin, 1885.

Hegelmaier, Ueber den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung (*Bot. Zeit.*, n° 50, 1889).

Krauss, Ueber calcium oxalat etc... (*Bot. Cent.* XLIX).

Krauss, Ueber den Bau trokner Pericarpien (*Jahrb. fur Wiss. Bot.*, t. V, 1866-1867).

Le Monnier, Recherches sur la nervation de la graine (*Ann. Sc. Nat.*, 5e série, t. XVI, 1872).

Molliard, Sur le sort des antipodes chez le *Knautia arvensis* (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. XLII, 1895).

Peltrisot, Développement et structure de la graine chez les Éricacées (*Th. doct. ès sc.*, Paris 1904).

Pfister, Ollieferude Compositenfruchte (*Landwirthschaftl versuchsstat*, XLIII).

Schimper (*Bot. Zeit.*, 1888-1890).

Schwere, Zur Entwicklungsgeschichte der frucht von Taraxacum officinale (*Flora*, LXXXII, 1896).

Souèges, Développement et structure du tégument séminal chez les Solanées, (*Ann. Sc. Nat.*, 9e série, t. VI, 1907).

Strasburger, Die Angiospermen und Die Gymnospermen. Iéna, 1879.

Urban und Möbius, (*Berich. d. d. Bot. Gesellsch.*, t. II, 1884).

Van Tieghem, Note sur les divers modes de nervation de l'ovule et de la graine, (*Ann. Sc. Nat.*, 5e série, t. XVI, 1872).

Vesque, Développ. du sac embryonnaire des Angiospermes (*Ann. Sc. Nat.*, 6e série, t. VI, 1878).

Vesque, Caractères des principales familles Gamopétales, tirés de l'anatomie de la feuille (*Ann. Sc. Nat.*, 7e série, t. I, 1885).

Wahrlich, Ueber calcium oxalat in der Pflanzen (*Inaug. dissert.* Marburg, 1892).

Warming, De l'ovule (*Ann. Sc. Nat.*, 6e série, t. V, 1878).

Wilhelm Grütter, Ueber den Bau und die Entwickelung der Samenschalen einiger Lythrarieen (*Bot. Zeit.*, t. LI, 1893).

TABLE ALPHABÉTIQUE DES GENRES ÉTUDIÉS (1)

	Pages.
Andryala (4 espèces)	132
Atractylis cancellata	83
Berardia subacaulis	105
Carduncellus (3 espèces)	99
Carduus (7 espèces)	86
Carlina (2 espèces)	81
Carthamus (3 espèces)	97
Catananche (2 espèces)	116
Centaurea (38 espèces)	96
Chaptalia (4 espèces)	108
Chardinia Xeranthemoides	80
Chondrilla (3 espèces)	133
Cichorium (3 espèces)	117
Cirsium (13 espèces)	87
Cnicus (7 espèces)	101
Cousinia histrix	84
Crepis (18 espèces)	138
Crupina (2 espèces)	94
Cynara (4 espèces)	88
Echinops (10 espèces)	77
Galactites tomentosa	92
Gerbera Jamesoni	109
Geropogon glabrum	131
Helminthia aculeata	128
Hieracium (37 espèces)	139
Hyoseris (2 espèces)	121
Hypochoeris (8 espèces)	124
Jurinea (3 espèces)	86
Kalbfussia Salzmanni	127
Krigia virginica	120.
Lactuca (8 espèces)	136
Lampsana (2 espèces)	118
Lappa (3 espèces)	84
Leontodon (11 espèces)	126
Microlonchus salmanticus	97
Microseris (3 espèces)	119
Moquinia polymorpha	102
Moscharia pinnatifida	114
Onopordon (6 espèces)	92
Onoseris corymbosa	103
Pamphalea (3 espèces)	113
Perezia (4 espèces)	110
Picridium (2 espèces)	137
Picris (6 espèces)	127
Podospermum (2 espèces)	130
Pterotheca nemausensis	132
Rhagadiolus (2 espèces)	123
Rodigia commutata	132
Saussurea albescens	85
Schlechtendalia luzulæfolia	106
Scolymus (2 espèces)	115
Scorzonera (8 espèces)	129
Serratula (6 espèces)	95
Silybum (3 espèces)	90
Sonchus (9 espèces)	135
Taraxacun dens-leonis	134
Tolpis (3 espèces)	122
Tragopogon (6 espèces)	131
Trichocline heterophylla	107
Trixis (7 espèces)	110
Uropappus leucocarpus	120
Urospermum (2 espèces)	125
Warionia saharæ	105
Xeranthemum (3 espèces)	79
Zollikoferia (2 espèces)	135

(1) Les noms des diverses espèces étudiées dans un même genre ne figurent pas dans cette table. Le lecteur trouvera la description des caractères spécifiques après celle des caractères de chaque genre.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

Introduction 39
Division de la famille et liste des genres étudiés 42

CHAPITRE I

État actuel de nos connaissances sur la structure du fruit des Composées 44

CHAPITRE II

Généralités sur le développement du péricarpe et du tégument séminal. 48

1° *Chez les Liguliflores.*

a. Tégument, nucelle et sac embryonnaire 48
b. Phénomènes présentés par le sac embryonnaire après la fécondation ..... { Développement de l'embryon ..... 54 / Développement de l'albumen ..... 56 }
c. Péricarpe 62

2° *Chez les Tubuliflores.*

a. Tégument séminal 64
b. Péricarpe 68
Variations importantes présentées par le péricarpe et le tégument 70
Contenu cellulaire 73
Appareil sécréteur 75

CHAPITRE III

Description du péricarpe et du tégument séminal dans les genres et espèces étudiés 77
a. Tubuliflores ..... { Cynarées ..... 77 / Mutisiées ..... 102 }
b. Liguliflores 115

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 141

DE L'ÉVOLUTION DE L'APPAREIL CONDUCTEUR

DANS LE GENRE KALANCHOE

Par André DAUPHINÉ

Dans un mémoire récent, M. R. Hamet et moi avons décrit la structure d'un certain nombre d'espèces du genre *Kalanchoe* (1). Ayant eu à ma disposition des germinations des *K. laciniata* et *crenata* (2), je puis aujourd'hui compléter notre travail par une étude du développement ontogénique de ces plantes, étude principalement consacrée à l'évolution de l'appareil conducteur.

On connaît les profondes modifications apportées par les travaux de Chauveaud (3) dans la manière de concevoir les rapports que présentent entre elles les différentes dispositions de l'appareil conducteur. Là où l'on décrivait des structures particulières à tel ou tel membre de la plante, et où l'on expliquait le passage de l'une à l'autre de ces structures par des phénomènes de rotation ou de raccord, nous savons maintenant que nous sommes en présence des différentes phases d'une évolution continue, pouvant s'effectuer dans un même membre, à un même niveau, que ce membre soit une racine, une tige ou une feuille. Chauveaud a particulièrement mis en lumière deux faits nouveaux nécessaires à cette évolution : l'accélération basifuge du développement et la disparition sur place d'éléments transitoires. Il a également établi que cette évolution, considérée dans son ensemble, comprend deux cycles : le premier partant de la disposition centrique pour

(1) A. Dauphiné et R. Hamet, Contrib. à l'étude anatomique du genre *Kalanchoe* (*Ann. des sc. nat. Bot.*, 9e série, t. XIV, 1911).

(2) Je dois ces germinations à l'obligeance de M. R. Hamet, à qui j'adresse mes meilleurs remerciements.

(3) G. Chauveaud, L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution (*Ann. des sc. nat. Bot.*, 9e série, t. XIII, 1911).

aboutir à la disposition alterne, le deuxième de la disposition alterne pour aboutir à la disposition superposée. C'est ce second cycle seulement qui est représenté chez les Phanérogames, tandis que le premier se trouve chez les Cryptogames vasculaires.

Dans une très jeune plantule de *K. laciniata*, dont les cotylédons sont encore en partie recouverts par le tégument séminal, l'appareil conducteur présente la disposition alterne depuis la radicule jusque dans la base des cotylédons. L'examen de plantules de plus en plus âgées permet de se rendre compte

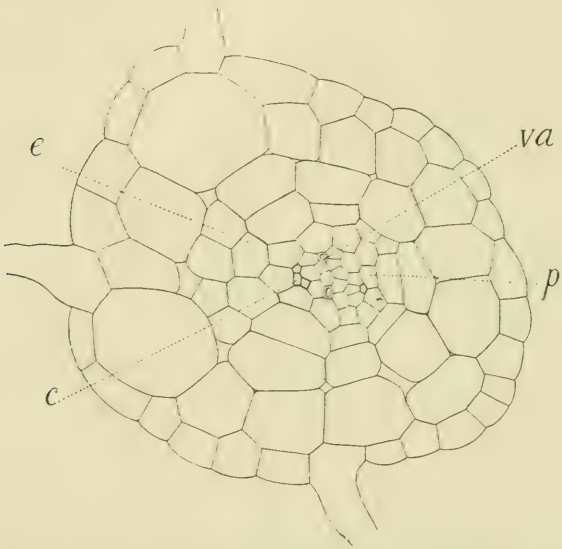


Fig. 1. — *Kalanchoe laciniata.* — Racine très jeune ; *va*, premier vaisseau alterne ; *c*, faisceau criblé ; *p*, péricycle ; *e*, endoderme. G. = 216 (même grossissement pour toutes les autres figures).

des modifications apportées par le développement dans la structure de leurs différentes parties, à un niveau donné.

Racine. — La racine possède deux faisceaux vasculaires alternant avec deux faisceaux criblés. Les faisceaux vasculaires sont primitivement représentés chacun par un seul vaisseau (fig. 1) ; par suite du petit nombre d'éléments constituant le cylindre central, les deux faisceaux se rejoignent suivant l'axe de la racine aussitôt après la différenciation des deuxièmes vaisseaux, de sorte que le xylème alterne forme une bande diamétrale et que la racine est dépourvue de moelle (fig. 2). Une

ou au maximum deux cellules séparent les derniers vaisseaux des faisceaux criblés ; dans ces cellules apparaissent ultérieurement des cloisons tangentielles formant une assise génératrice parallèle à la bande diamétrale de vaisseaux ; les cellules péricycliques opposées aux premiers vaisseaux se cloisonnent également, de sorte que l'assise génératrice entoure l'ensemble des deux faisceaux vasculaires (fig. 2). Désormais, tous les éléments conducteurs vont se différencier aux dépens du méristème secondaire ainsi établi. Il résulte de la disposition primitive précédemment décrite que tous les vaisseaux différenciés sur les flancs du xylème alterne se trouvent immédiatement superposés au phloème dont les éléments les plus anciens finissent par disparaître, tandis que de nouveaux groupes criblés apparaissent latéralement (fig. 3).

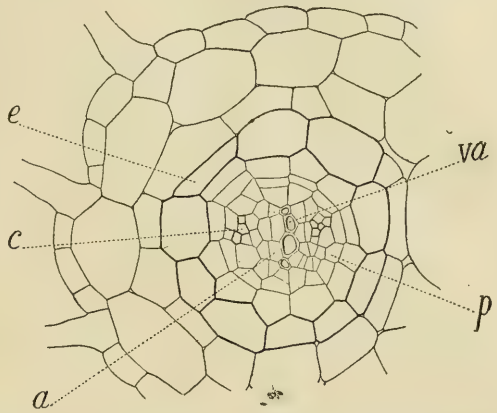


Fig. 2. — *K. laciniata.* — Racine, état plus âgé que dans la figure 1 ; *va*, vaisseaux alternes ; *c*, faisceaux criblés ; *a*, assise génératrice ; *p*, assise interne du péricycle dédoublé ; *e*, endoderme.

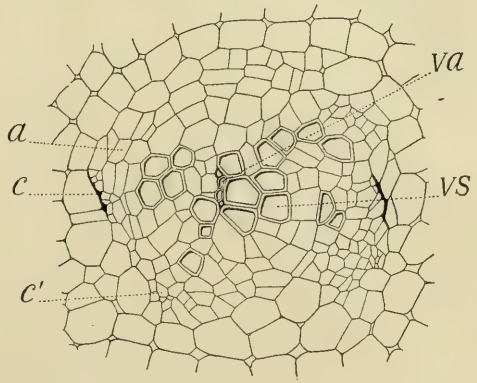


Fig. 3. — *K. laciniata.* — Racine, état plus âgé que dans la figure 2 ; *va*, vaisseaux alternes dont les premiers sont en voie de disparition ; *vs*, vaisseaux superposés et secondaires ; *c*, faisceau criblé primitif dont les éléments les plus anciens ont disparu ; *c'*, nouveau groupe criblé ; *a*, assise génératrice.

Dans ces plantules, il ne m'a pas été possible de suivre le développement de l'appareil conducteur au delà de l'état représenté dans la figure 3, par suite de la durée éphémère de

la racine principale qui se détruit assez rapidement et se trouve remplacée par des racines adventives qui naissent à la base de l'hypocotyle. On peut néanmoins y constater un commencement de dégénérescence dans les vaisseaux les plus anciens.

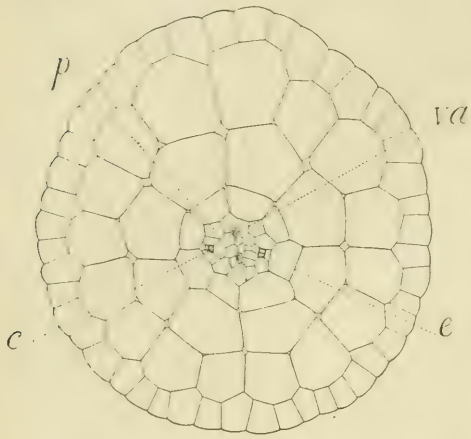


Fig. 4. — *K. laciniata.* — Région inférieure de l'hypocotyle très jeune ; *va*, premier vaisseau alterne ; *c*, faisceau criblé ; *p*, péricycle ; *e*, endoderme.

Hypocotyle. — La disposition de l'appareil conducteur dans l'hypocotyle est, dans presque toute sa hauteur, identique à celle qu'il présente dans la racine. L'état primitif est constitué par l'alternance de deux vaisseaux avec deux faisceaux criblés (fig. 4). Après la différenciation des deux vaisseaux suivants, le xylème forme une bande diamé-

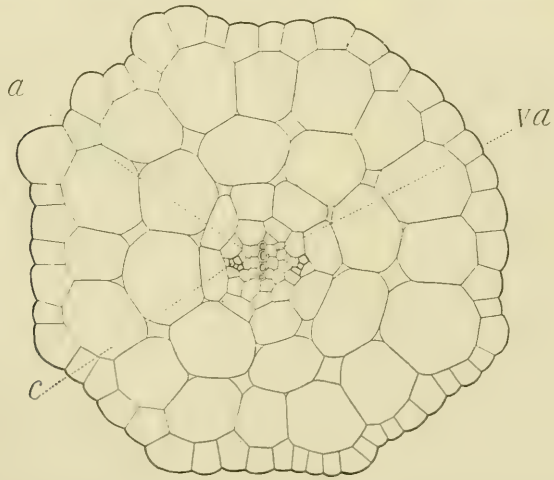


Fig. 5. — *K. laciniata.* — Région inférieure de l'hypocotyle, état plus âgé que dans la figure 4 ; *va*, vaisseaux alternes ; *c*, faisceau criblé ; *a*, assise génératrice.

trale de quatre vaisseaux sur les flancs de laquelle apparaissent des cloisons tangentielles (fig. 5). A un état plus avancé

de développement, de nouveaux groupes criblés se différen-

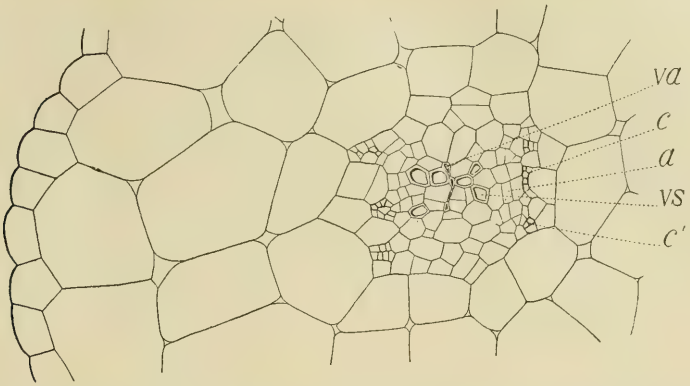


Fig. 6. — *K. laciniata.* — Région inférieure de l'hypocotyle, état plus âgé que dans la figure 5 ; *va*, vaisseaux alternes en voie de disparition ; *vs*, vaisseaux superposés; *c*, faisceau criblé primitif, *c'*, nouveau groupe criblé ; *a*, assise génératrice.

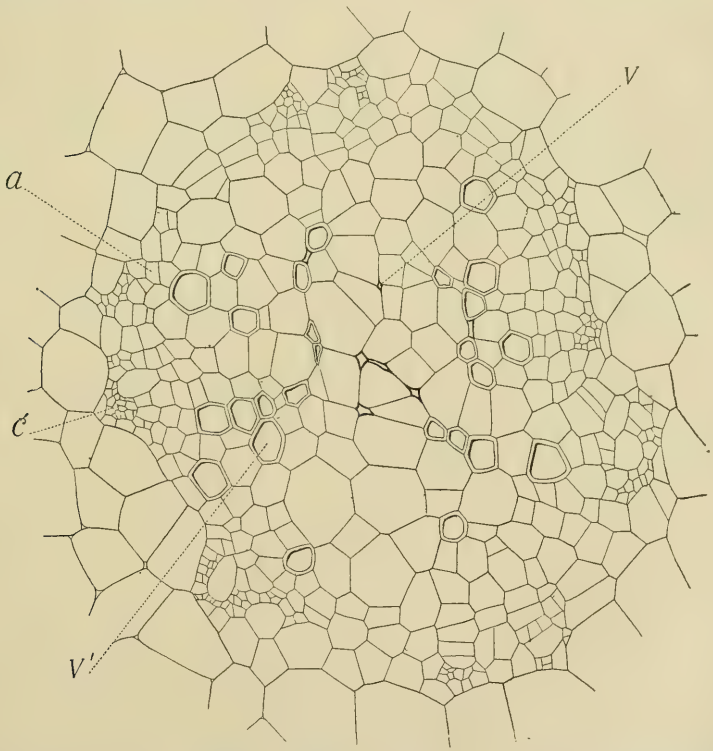


Fig. 7. — *K. laciniata.* — Région inférieure de l'hypocotyle, état plus âgé que dans la figure 6, portion centrale ; *v*, vaisseaux en voie de disparition ; *v'*, vaisseaux superposés secondaires ; *c*, groupes criblés ; *a*, assise génératrice.

cient de part et d'autre du phloème primitif ; en même temps

apparaissent de nouveaux vaisseaux superposés aux groupes criblés et différenciés sur les flancs du xylème alterne, qui entre en voie de dégénérescence (fig. 6). La figure 7 représente le cylindre central d'une germination âgée, ayant développé une paire de feuilles au-dessus des cotylédons. La région primitivement occupée par les vaisseaux alternes et même par les premiers vaisseaux superposés forme maintenant, par suite du développement des éléments parenchymateux et de la disparition des éléments vasculaires, une fausse moelle au sein de laquelle on aperçoit encore les vestiges de quelques vaisseaux. Les groupes criblés se sont multipliés suivant toute la périphérie du cylindre central et de nouveaux vaisseaux se sont formés grâce au jeu de l'assise génératrice. L'hypocotyle présente dès lors la structure d'une tige quelconque avec anneau libéro-ligneux à peu près continu.

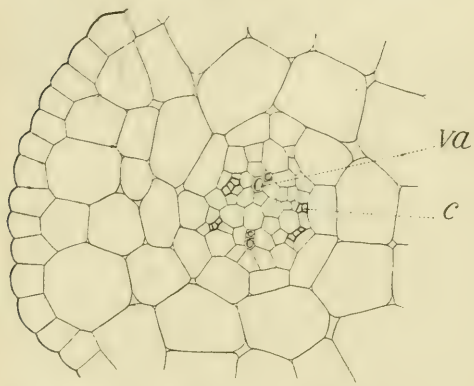


Fig. 8. — *K. laciniata.* — Sommet de l'hypocotyle, très jeune; *va*, vaisseaux alternes; *c*, groupe criblé.

Dans la partie supérieure de l'hypocotyle, à une très faible distance au-dessous de l'insertion des cotylédons, la structure primitive se trouve légèrement modifiée : le diamètre du cylindre central augmente et les éléments en sont plus nombreux : chaque faisceau criblé est représenté par deux groupes, et les faisceaux vasculaires alternes, constitués par un, puis deux vaisseaux chacun, ne se rejoignent pas suivant l'axe du cylindre central (fig. 8). Les vaisseaux différenciés ultérieurement ne se trouvent pas, comme dans les parties inférieures de l'hypocotyle, immédiatement superposés au phloème : ils correspondent aux formations auxquelles Chauveaud a donné le nom d'intermédiaires (fig. 9). Une assise génératrice se forme entre ces derniers vaisseaux et les groupes criblés ; à partir de ce moment, le développement se

poursuit comme dans les parties inférieures de l'hypocotyle.

Cotylédons. — De même que la racine et l'hypocotyle, les cotylédons présentent à leur base la structure alterne primitive. Elle est constituée dans chaque cotylédon par le prolongement direct d'une moitié de la structure de l'hypocotyle représentée par la figure 8, c'est-à-dire par un faisceau vasculaire constitué par un, puis deux vaisseaux alternant avec deux groupes criblés. Les figures 10, 11, 12 et 13 montrent quatre états successifs de l'appareil conducteur à un même niveau dans la base du cotylédon.

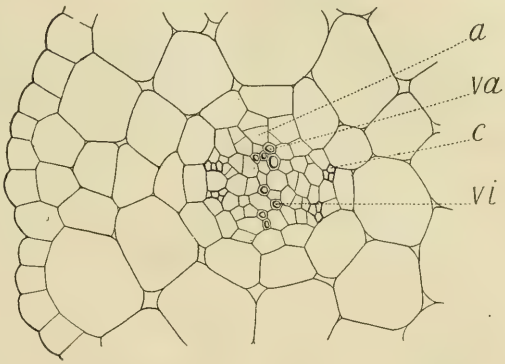


Fig. 9. — *K. laciniata.* — Sommet de l'hypocotyle, état plus âgé que dans la figure 8; *va*, vaisseaux alternes; *vi*, vaisseaux intermédiaires; *c*, groupe criblé; *a*, assise génératrice.

La figure 10 présente la structure alterne précédemment décrite. Dans la figure 11, des vaisseaux intermédiaires apparaissent

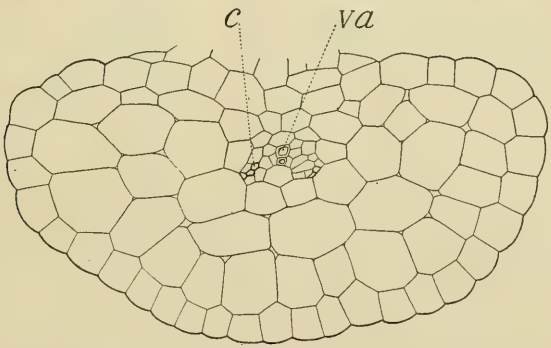


Fig. 10. — *K. laciniata.* — Base d'un cotylédon très jeune; *va*, vaisseaux alternes; *c*, groupe criblé.

à la base et sur le côté du faisceau vasculaire alterne; il est à remarquer que, par suite d'une inégale vitesse de développement, les vaisseaux intermédiaires de gauche sont seuls différenciés à ce moment; les premières cloisons de l'assise génératrice apparaissent également de ce côté. Dans la figure 12, la

phase intermédiaire est terminée ; les derniers vaisseaux se sont différenciés en superposition avec les groupes criblés

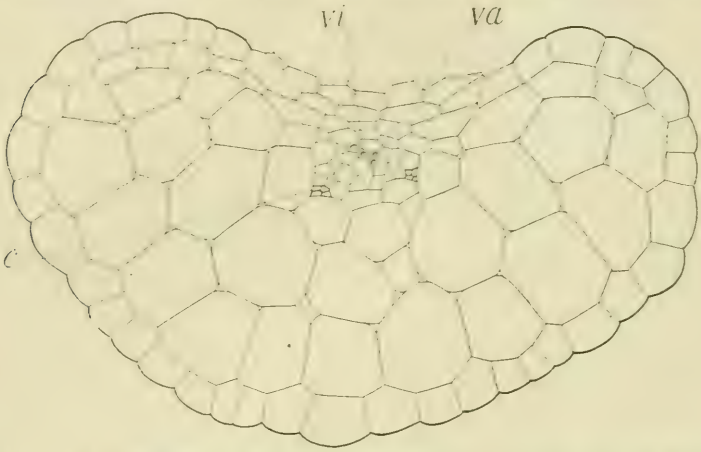


Fig. 11. — *K. laciniata.* — Base d'un cotylédon plus âgé que dans la figure 10 ; *va*, vaisseaux alternes ; *vi*, vaisseaux intermédiaires ; *c*, groupe criblé.

dont ils sont séparés par l'assise génératrice : les vaisseaux alternes et intermédiaires sont en voie de disparition, le premier vaisseau alterne ayant même complètement disparu. Cette disparition est presque totalement effectuée dans la figure 13, où l'on ne distingue plus que deux vaisseaux intermédiaires en partie atrophiés.

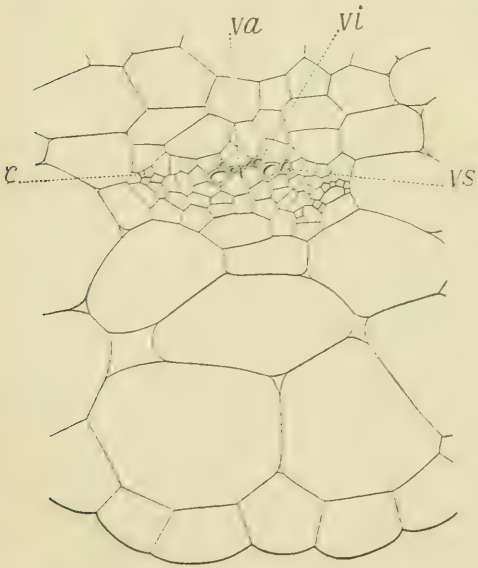


Fig. 12. — *K. laciniata.* — Base d'un cotylédon plus âgé que dans la figure 11 ; *va*, vaisseaux alternes en voie de disparition ; *vi*, vaisseaux intermédiaires ; *vs*, vaisseaux superposés ; *c*, groupe criblé.

A ce moment, la base du cotylédon présente deux faisceaux superposés, à structure secondaire, provenant, comme on vient de le voir, de l'évolution sur place d'un faisceau vasculaire primitivement alterne et unique.

La structure alterne ne persiste pas au-dessus de la base des cotylédons; par suite d'une accélération très rapide, elle fait place à des formations superposées et secondaires, qui se divisent de manière à donner deux, puis trois ramifications, de sorte que dans la partie moyenne du cotylédon dont la base est représentée par la figure 10, on trouve trois faisceaux qui débutent par la superposition d'un vaisseau et d'un tube criblé séparés par une assise génératrice (fig. 14).

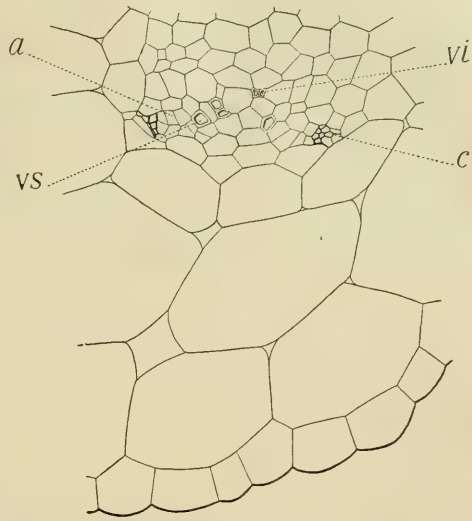


Fig. 13. — *K. laciniata.* — Base d'un cotylédon, plus âgé que dans la figure 12; *vi*, vaisseaux intermédiaires en voie de disparition ; *vs*, vaisseaux superposés ; *c*, groupe criblé ; *a*, assise génératrice (les vaisseaux alternes ont complètement disparu).

Gemmule. — La gemmule est primitivement constituée par un parenchyme homogène dans lequel s'organise par recloisonnement un tissu procambial

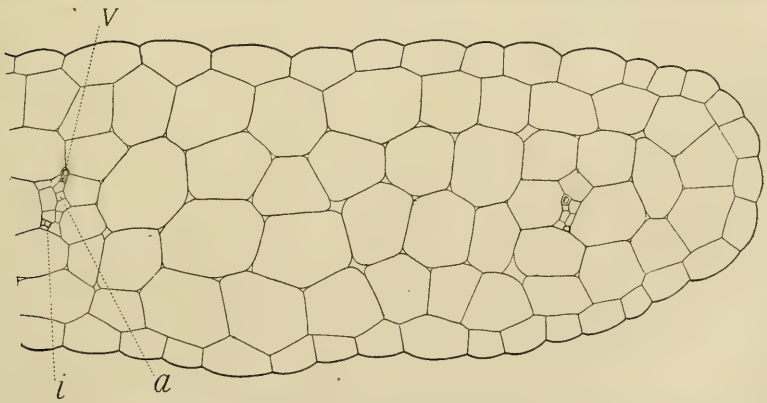


Fig. 14. — *K. laciniata.* — Portion de la région moyenne d'un cotylédon très jeune; *v*, vaisseaux superposés ; *i*, tubes criblés ; *a*, assise génératrice.

aux dépens duquel se différencient, perpendiculairement au plan d'insertion des cotylédons, deux faisceaux superposés

avec assise génératrice très précoce (fig. 15). Ces deux faisceaux correspondent aux deux premières feuilles ; dans le tissu procambial situé entre ces deux faisceaux, on aperçoit des cloisons tangentielles qui précèdent la différenciation des éléments des futurs faisceaux.

En résumé, la marche de l'évolution de l'appareil conducteur est identique dans la racine, l'hypocotyle et la base des cotylédons. Dans chacun de ces trois membres, nous avons observé au début la disposition alterne, et ultérieurement le passage sur place de cette structure à la disposition superposée avec assise

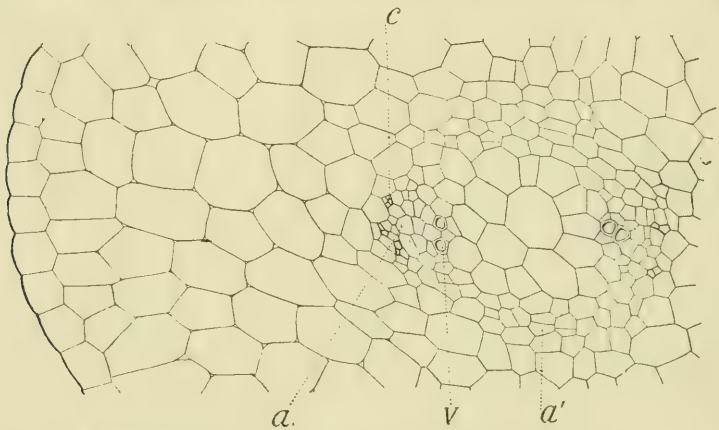


Fig. 15. — *K. laciniata.* — Gemmule ; *v*, vaisseaux superposés ; *c*, groupes criblés ; *a*, assise génératrice ; *a'*, assise génératrice d'un futur faisceau.

génératrice et formations secondaires. Dans la description qui précède, je n'ai pas parlé des phénomènes d'accélération basifuge ; c'est que dans l'exemple que je viens d'étudier, l'accélération ne se traduit par aucune suppression d'éléments ou de phases dans toute la région comprise entre le sommet de la racine et la base des cotylédons. Cela ne signifie pas qu'il y ait lieu de la négliger : elle se manifeste au contraire très nettement, dans toutes les plantules que j'ai étudiées, par une avance appréciable dans le développement des régions supérieures par rapport aux régions inférieures d'une même germination. C'est ainsi, par exemple, que les figures 2, 6 et 13 représentent la racine, l'hypocotyle et le cotylédon d'une même plantule : ont voit que, tandis que le xylème alterne seul est représenté dans la racine, le xylème superposé est déjà

différencié dans l'hypocotyle et subsiste seul dans le cotylédon dont les formations alternes et intermédiaires ont déjà disparu. Au-dessus de la base des cotylédons et dans la gemmule, les phases alternes et intermédiaires ne sont pas représentées : on trouve dès le début la disposition superposée et l'assise génératrice secondaire (fig. 14 et 15).

L'étude des plantules de *K. crenata* n'a fait que confirmer les observations que je viens d'exposer.

LE GOUDRONNAGE DES ROUTES

ET SON ACTION

SUR LA VÉGÉTATION AVOISINANTE

Par C. L. GATIN

INTRODUCTION

Depuis quelques années, dans tous les pays civilisés, la circulation automobile s'est développée d'une manière si intense que l'on a dû se préoccuper de rechercher les moyens de remédier à l'usure rapide des routes.

Cette usure est produite principalement par la succion exercée par les pneumatiques; elle se traduit par la production d'une poussière abondante et par la formation d'ornières. Pour remédier à cet état de choses on a dû recourir à divers procédés dont le plus employé est le goudronnage des routes.

Ce mode de protection des chaussées a donné aux ingénieurs de tous les pays les plus entières satisfactions, mais il a soulevé en certains endroits, et en particulier dans la région parisienne, des plaintes nombreuses.

Aussi M. le préfet de la Seine, par arrêté du 16 mai 1911, a-t-il décidé la constitution d'une commission chargée de rechercher les moyens de remédier aux effets du goudronnage sur les végétaux des promenades et voies publiques.

J'ai eu l'occasion de suivre les travaux de cette commission, en qualité de secrétaire-adjoint et j'ai, d'autre part, effectué personnellement un certain nombre d'expériences.

Le présent travail a pour objet de présenter l'état actuel de la question à la suite des travaux antérieurs, des observations faites en compagnie de la commission, et de mes propres expériences.

Je tiens à remercier très vivement les personnes qui ont bien voulu m'aider à réunir des renseignements propres à faciliter les expériences que j'ai entreprises et dont quelques-unes sont relatées ici.

Je suis particulièrement reconnaissant à Messieurs :

Auvray, ingénieur-voyer de la Ville de Versailles;

G. Bertrand, professeur à la Sorbonne, chef de service à l'Institut Pasteur ;

Bret, ingénieur en chef des Ponts et Chaussées, à Paris;

Forestier, conservateur du Bois de Boulogne;

Griffon, directeur de la Station de Pathologie végétale de Paris ;

Guglielminetti, secrétaire de la Ligue contre la poussière ;

Le Gavrian, ingénieur ordinaire des Ponts et Chaussées à Versailles ;

Luquet, jardinier en chef du service des pépinières et serres de la Ville.

Mangin, membre de l'Institut, professeur au Muséum.

Mirande, professeur à la Faculté des sciences de Grenoble ;

Nanot, directeur de l'École d'horticulture de Versailles.

Perrot, professeur à l'École de pharmacie ;

Trilliat, chef de laboratoire à l'Institut Pasteur ;

Vigoureux, jardinier principal de la Ville.

Je remercie beaucoup M. Bussiennes, surveillant de la pépinière de Longchamp, pour le zèle qu'il a bien voulu apporter dans la surveillance des expériences que j'effectuais dans la pépinière confiée à ses soins, et M. Lefèvre, jardinier principal à l'École nationale d'horticulture.

Enfin je me fais un devoir de dire que j'ai été aidé, dans l'exécution d'une partie de mes expériences et de mes mesures biométriques, par M. Fluteaux préparateur à l'École de pharmacie de Paris, auquel je tiens à adresser ici mes plus amicaux remerciements.

CHAPITRE PREMIER

COMPOSITION CHIMIQUE ET EMPLOI DU GOUDRON ET DE SES SUCCÉDANÉS

GÉNÉRALITÉS

Depuis que les conditions nouvelles de la circulation ont amené l'usure rapide des routes, on s'est efforcé, de toutes parts, de lutter contre cette usure et contre la poussière abondante qui en résulte. On a eu recours, tout d'abord, à des enduits dont le but était de recouvrir les chaussées d'un manteau à la fois souple, imperméable et résistant.

Puis, on a cherché à faire entrer, dans la constitution même des routes, des matières propres à faire, du macadam ainsi transformé, un bloc monolithe, à la fois dur et élastique.

GOUDRONNAGE

Notions générales.

Les premières tentatives de goudronnage des routes paraissent remonter à 1834 (1). Ce procédé de revêtement a été principalement introduit dans la pratique grâce aux efforts du Dr Guglielminetti, de Monte-Carlo.

Les procédés actuellement en usage consistent à répandre du goudron, soit à froid, en l'additionnant d'huile lourde de manière à le rendre plus fluide, soit beaucoup plus généralement à chaud.

Le goudron est chauffé ou bien à l'usine, et alors il est transporté chaud, ou bien sur le chantier même à l'aide d'un matériel spécial. Le goudron brut contient des eaux ammoniacales et mousse vers 90° ; aussi, dans les usines, le débarrasse-t-on souvent de ces eaux, ce qui permet de chauffer le goudron à 150°. Ce goudron débarrassé d'ammoniaque est dit « goudron déshydraté ».

(1) Le Gavrian, Rapport d'ensemble sur les moyens employés jusqu'ici pour combattre la poussière des routes (*Ann. des Ponts et Chaussés*, IIe vol., 1907, 24 pages).

En France, on emploie surtout le goudron brut ou le goudron déshydraté ; en Angleterre, on goudronne généralement à chaud avec des goudrons raffinés, c'est-à-dire privés par distillation de leurs parties les plus légères.

Le goudron est également employé pour faire des rechargements. Dans ce cas, on prépare la route en cylindrant tour à tour, sur la forme, des lits de cailloutis et des lits de goudron.

D'autres fois on construit ce que l'on appelle un tar-macadam ou un pitch-macadam. Pour réaliser une semblable chaussée, on prépare le macadam par les moyens ordinaires, mais en se servant de cailloux préalablement enrobés soit dans du goudron (tar-macadam), soit dans du brai (pitch-macadam). Ces procédés de construction de la route sont très en faveur en Angleterre et aux États-Unis.

1° Origine.

Le goudron employé dans l'industrie provient de la distillation sèche de la houille (1). Il est obtenu dans les hauts fourneaux, les fours à coke, les gazogènes à houille et les usines à gaz. Le goudron utilisé sur les routes, dans tous les pays, provient généralement des usines à gaz.

La composition des goudrons varie beaucoup avec la nature des charbons qui servent à les préparer : elle varie encore avec les procédés de préparation, la quantité de matière traitée à l'usine, etc.

D'une manière générale, pour un charbon donnant, à la distillation, 40 p. 100 de matières volatiles, on obtient $3^{kg},5$ à 6 kilogrammes de goudron. Le rendement augmente avec la teneur en oxygène des houilles à gaz.

La distillation à basse température donne du goudron plus léger et en plus grande quantité que celle à haute température. Le goudron des cornues verticales et des fours à chambres complètement remplis, et dans lesquels la cuisson dure de douze

(1) J'emprunte une grande partie de ces détails et de ceux qui vont suivre aux ouvrages suivants : G. et V. L'industrie du goudron de houille, *La technique moderne*, t. III, n° 1, p. 27-31 ; n° 2, p. 85-88 ; n° 3, p. 155-158 ; n° 4, 227-229 ; n° 6, p. 357-361, 1911. — R. O. Vynne Roberts, Tar for road works. Practical road engineering for the new traffic requirements. Edition de *The Surveyor and municipal and county engineer.*

à vingt-quatre heures suivant la contenance, est particulièrement léger et fluide.

Quand, au contraire, la distillation de la houille est rapide et que les produits distillés sont fortement surchauffés, comme c'est le cas dans certains fours à cornues horizontales, par exemple, le goudron devient très épais et contient une forte proportion de naphtaline et de carbone fixe.

2° *Propriétés et composition des goudrons* (1).

Poids spécifique. — Pris à plus de 20°, le poids spécifique des goudrons oscille entre 1,05 et 1,25 ; le plus souvent, il est voisin de 1,15 à 1,20 avec les fours à gaz à cornues horizontales et de 1,08 à 1,12 avec les fours à cornues verticales et à chambres ; le poids spécifique du goudron de fours à coke est ordinairement voisin de 1,10-1,20.

La densité du goudron provenant des bogheads et cannels est beaucoup moindre.

Composition. — Teneur en carbone libre. — La teneur en carbone insoluble varie, dans le goudron, de 1 à 40 p. 100. Ordinairement, avec les fours à gaz à cornues horizontales distillant à haute température, la teneur est de 20 à 30 p. 100; avec les fours à cornues verticales ou à chambres, elle n'est que de 1,5 à 5 p. 100, de même d'ailleurs qu'avec les fours à coke modernes.

Composition centésimale. — Elle est ordinairement voisine des chiffres suivants :

Carbone	86
Hydrogène	6
Oxygène et azote	8

pour le goudron des fours à cornues horizontales.

Teneur en eau. — A la température ordinaire, les goudrons sortant des fosses de capacité normale, où ils ont eu le temps de se décanter pendant plusieurs jours, contiennent de 1 à 10 p. 100 et plus d'eau ammoniacale. Les goudrons peu fluides des cornues horizontales en retiennent, au minimum, 5 p. 100.

(1) G. et V., *loc. cit.*

Éléments principaux. — Le goudron est un mélange très complexe de corps solides et liquides, de combinaisons chimiques dont beaucoup n'ont pas encore été isolées. Les plus connues et les plus importantes au point de vue quantitatif sont réunies dans le tableau suivant, dû à Schilling et Lunge :

Corps.	Formule.	Point de fusion.	Point d'ébullition.	Composition p. 100. C.	H.	O, S ou N.
Hydrocarbures :						
Série aromatique $C^n H^{2n-6}$. Benzol...	C^6H^6	4°,5	80°,4	92	8	»
Toluène..	C^7H^8	Liquide	110°	91	9	»
Xylène ..	C^8H^{10}	»	139°	91	9	»
Cumène..	C^9H^{12}	»	166°	90	10	»
Styrolène.....	C^8H^{10}	»	146°	91	9	»
Naphtaline.....	$C^{10}H^8$	79°	212°	94	6	»
Hydrure de naphtaline.	$C^{10}H^{10}$	Liquide	205°	92	8	»
Diphéline.....	$C^{12}H^{10}$	»	240-339°	94	6	»
Acénaphtène.....	$C^{12}H^{10}$	100°	285°	93	7	»
Anthracène.....	$C^{14}H^{10}$	213°	360°	94	6	»
Phénanthrène.....	$C^{14}H^{10}$	99-100°	340°	94	6	»
Pyrrhène.....	$C^{16}H^{12}$	142°	> 360°	95	5	»
Chrysène.....	$C^{18}H^{12}$	245°	440°	95	5	»
Corps oxygénés :						
Acides organiques. Phénol..	C^6H^6O	42°	183°	76,5	6,5	17
Créosote.	C^7H^8O	31°	203°	78	7	15
Corps sulfurés :						
Thiophène.....	C^4H^4S	»	84°	»	»	»
Corps azotés :						
Bases organiques. Cespidine.....	$C^5H^{13}N$	Liquide	95°	68	15	16
Aniline.....	C^6H^7N	— 8°	182°	77,5	7,5	15
Pyridine	C^5H^5N	Liquide	116°	76	6,5	17,5
Picaline.....	C^6H^7N	»	134°	77,5	7,5	15
Lutidine	C^7H^9N	»	154°	78,5	8,5	13
Collidine	$C^8H^{11}N$	»	170°	80	9	11
Leucoline	C^9H^7N	»	235°	83,5	5,5	11
Pyrrhol.....	C^4H^5N	Liquide	133°	71,5	7,5	21
Carbazole..... ...	$C^{12}H^9N$	238°	355°	78,6	5,5	8,5

Proportion des différents constituants. — Les goudrons d'usines à gaz, qui utilisent du charbon plus riche en matières volatiles que les fours à coke, devraient contenir une plus grande proportion de produits volatils légers que

les goudrons de coke. Mais la distillation de la houille est faite, dans les usines à gaz, dans des conditions différentes de la distillation dans les fours à coke. La pyrogénation, en particulier, y est faite d'une façon beaucoup plus intense, aussi en résulte-t-il une teneur finale du goudron en carbone insoluble généralement plus élevée que dans les goudrons de fours à coke.

3° *Fractionnement des goudrons.*

Industriellement, le traitement que l'on fait subir au goudron varie avec la nature des produits commerciaux que l'on veut en tirer, le principal étant généralement le brai. On recherche surtout les produits suivants, qui sont cotés sur les marchés de Londres et de Berlin :

Les benzols et le toluène, qui sont extraits en quantité beaucoup plus considérable par lavage du gaz des fours à coke ; la créosote, l'huile moyenne, l'huile lourde, l'huile pour éclairage ; la naphtaline (brute ou raffinée sous différentes formes) ; la pyridine, l'acide phénique, les acides crésyliques, les désinfectants ; l'anthracène, le brai sec, demi-sec ou gras.

Pour le classement des distillats, on se guide, en Angleterre, sur la densité et, dans les autres pays, sur la température des vapeurs dans la cornue où s'opère la distillation. Ces fractionnements diffèrent beaucoup d'une usine à l'autre, ainsi que le montrent les exemples de tableau suivant.

PRODUITS.	TEMPÉRATURES LIMITES SUPÉRIEURES.		
Essence.....	Jusqu'à 110°	Jusqu'à 165°	Jusqu'à 140°
Huiles légères.....	— 210°	— 230°	»
Huiles moyennes (pour phénol et naphtaline).....	— 240°	»	Jusqu'à 210°
Huile lourde (pour créosote).....	— 270°	Jusqu'à 270°	»
Huile anthracénique..	Au-dessus de 270°	Au-dessus de 270°	Jusqu'à 350°

Lorsque l'anthracène se vendait bien, on poussait la distillation jusqu'au brai sec. Actuellement on s'arrête plutôt au brai demi-sec.

ORIGINE DES GOUDRONS.	GAZ, EAU AMMONICALE ET PERTES.	ESSENCE.	HUILE LÉGÈRE.	HUILE MOYENNE.	HUILE LOURDE.	HUILE ANTHRACÉNIQUE.	BRAI.	AUTEURS.
Anglais.....	4	1,5	1,5	22		4	67	Chemistry by Writers of Emminence
Anglais.....	1,34	2,83	6,70		30,38		55	Lunge.
Anglais.....	2,30	2,20	10,60		24,50		60,50	Vatson-Smith.
Allemand.....	2 à 4	7 à 8		32 à 35		10 à 11	40 à 50	Schilling.
Allemand.....	7,40	8,40	9,40		23,90		50,90	Stohmann-Kerl.
Allemand.....	5,50	10,50			27		57	Stohmann-Kerl.
Français.....	7	5	22 à 25				63	Compagnie Parisienne.
Français et Belges (partiellement déshydratés).....	2,2	1,5	3,6	18,5		5,2	69	De Vultich.

Rendement de la distillation.

Ce rendement varie naturellement avec la nature des goudrons et aussi avec le classement que l'on adopte. On peut s'en rendre compte par l'examen des chiffres du tableau ci-contre (p. 172).

Voici le résultat d'une autre analyse, due à M. de Vultich et qui a donné les nombres suivants pour cent de goudron :

Eau ammoniacale	6,8
Huiles légères	0,8
Huiles moyennes	10,9
Naphtaline et huiles	4,5
Huiles lourdes	7,6
Brai	69,4

Ces produits, traités de nouveau, donnent :

1° Pour les huiles légères.

Benzols	30 p. 100
Toluol	8 —
Benzines	10 —
Pyridine	1 —
Huile à retraiter	43 —
	92 p. 100

2° Pour les huiles moyennes :

Benzines	2 p. 100
Acide phénique	7 —
Naphtaline distillée	71 —
Huile liquide	18 —
	98 p. 100

Naphtaline distillée et cristallisée	3 p. 100
Huiles lourdes et créosote	7,6 —

Déshydratation.

Avant toute distillation, le goudron est généralement soumis à une opération qui consiste à le débarrasser de ses eaux ammoniacales, et qui porte le nom de *déshydratation*.

Le goudron, en effet, lorsqu'on le sort des fosses à goudron et à eaux ammoniacales, contient de 1 à 10 p. 100 et plus d'eau occluse. Lorsqu'on chauffe rapidement du goudron dont la teneur en eau ammoniacale oscille autour de 5 p. 100, la vapeur d'eau, qui se forme dans son sein, émulsionne le liquide

visqueux. Il se produit une mousse abondante qui monte, déborde et envahit tous les appareils.

Donc, le début de la distillation doit être effectué avec la plus grande lenteur. Or, en chauffant le goudron jusqu'à 40°, on augmente sa fluidité, ce qui permet d'effectuer la séparation de l'eau par simple décantation (les goudrons riches en carbone fixe perdent difficilement leur eau ammoniacale). On se contente parfois d'opérer de cette façon dans les cornues qui servent à la distillation. L'eau ammoniacale est alors évacuée soit à l'aide d'un trop-plein, soit à l'aide d'un tuyau plongeur par lequel on remonte le liquide en faisant agir une pression d'air comprimé dans le dôme de la cornue.

Cette déshydratation accomplie, la distillation peut être mise en train, mais il est avantageux, pour ne pas encombrer longtemps les appareils, de pratiquer la déshydratation dans des vases spéciaux.

Distillation.

La distillation s'effectue généralement d'une manière discontinue, c'est-à-dire que l'on introduit, dans les alambics, de 5 à 50 tonnes de matière que l'on distille complètement. Il faut ensuite vider les appareils, puis les remplir pour une nouvelle opération. La durée des distillations varie de 14 à 52 heures ; le rechargement et le refroidissement demandent de 6 à 24 heures. Parfois, le brai n'est pas coulé immédiatement après l'arrêt de la distillation.

Dans les Ardennes, M. de Vultich réglait, de la façon suivante, les temps de marche avec des cornues de 20 tonnes :

Avant coulant	10 heures.
Huiles légères	4 —
Huiles lourdes et anthracéniques	6 —
Total	20 heures.

Six heures après, les cornues étaient rechargées et remises en marche.

D'après Lunge, voici le tableau synoptique d'une distillation :

DURÉE.	PÉRIODE de la distillation.	TEMPÉRATURE dans le dôme de la cornue.	PRODUITS. Nature.	Poids en kilos.	Poids spécifique.
Heures.		Degrés.			
14 1/2	Avant coulant.	80 à 167	Eau.	880	»
			Huile.	400	0,925
1 1/2	Coulant.	167 à 230	Huile légère.	250	0,995
2	—		— carbolique.	500	1,015
2 1/2	—		— créosote.	1 300	1,045
2	—		— à anthracène	1 450	1,095

D'après le même auteur, le tableau suivant indique la marche de la distillation dans une petite cornue.

PRODUITS DISTILLÉS.	GOUDRON.	Hauteur occupée dans la chaudière par les produits distillés.	DENSITÉ. En fin d'opération à 20°.	DENSITÉ. En moyenne à 15°.	TEMPÉRATURE dans les vapeurs.	DURÉE de la période.	CONSOMMATION. En charbon dans le foyer.	CONSOMMATION. En eau dans le condenseur.	TEMPÉRATURE dans le réfrigérant en fin d'opération.
	P. 100	Millim.			Degr. C.	H. M.	Kil.	M³	Degr. Cent.
Eau	2,4	47	»	»	70	2	60	»	»
Huile légère	7,52	155	1	0,96	70-206	5	168	0,89	Sup. à 65
Huile à phénol	6,3	121	1,029	1,015	206-240	1	43	0,27	78-80
Huile lourde	12,14	230	1,045	1,035	240-264	1,15	38	0,34	85
Huile à anthracène pour brai gras	9	168	1,07	1,055	264-296	1,10	55	0,32	86
En plus pour brai sec	7,2	134	1,08	»	296-315	0,25	10	0,11	87
Brai gras	63	1 003	»	»	»	»	»	»	»
Brai sec	56	869	»	»	»	»	»	»	»

Densité des huiles à antracène pour brai gras..	1,02 à 70°	1,01 à 80°
— — — sec ..	1,03 —	1,02 —

Enfin quelques usines emploient des procédés continus de distillation.

Pour résumer l'ensemble de ceci et montrer à quelle fraction appartiennent les principaux produits qui se trouvent dans le goudron, nous reproduirons ici un tableau schématique, dû à Lunge. Nous y joignons quelques indications sur les principales propriétés de ces produits.

I. — 1re fraction jusqu'a 170°.

Eau ammoniacale.

Essence de naphte (rectifiée dans la cornue à benzène).

1° Produit jusqu'à 110°, lavé chimiquement, distillé à la vapeur, donne :

a) ..... Benzène à 90 p. 100
b) Benzène faible passe à 2.

2° Produit jusqu'à 140°, traité comme 1, donne :

a)..... Benzène à 90 p. 100
b)..... — 50 —
c) Fraction moyenne, est redistillée.
d) ..... Naphte pour dissolution.

3° Produit jusqu'à 170°, traité comme 1 et 2, donne :

a) ..... Naphte pour dissolution.
b)..... Naphte à brûler.
c) Résidu dans la cornue passe à II.

II. — 2e FRACTION DE 170 à 230°. HUILE MOYENNE. — Lavée avec de la lessive de soude donne :

1° Huile distillée dans la cornue à huile légère, donne :

a) Distillatum jusqu'à 170°, passe à 1,3.
b) Distillatum jusqu'à 230°, donne..... Naphtaline.
c) Résidu passe à III.

2° Lessive décomposée par l'acide carbonique donne :

a) Solution aqueuse de carbonate de soude est rendue caustique et employée de nouveau.
b) Acide phénique brut est purifié et donne :
α)..... Acide carholique.
β) Huiles retournant à II.

III. — 3e FRACTION DE 230 A 270°. HUILE LOURDE (tant qu'elle ne dépose rien de solide). — Peut être traitée pour l'acide carbonique et la naphtaline :

N'est ordinairement employée que comme..... { Huile créosotée.
Quelquefois séparée en *a*) ..... { pour imprégnation.
— — *b*) ..... { Huile de graissage.

IV. — 4e FRACTION. HUILE A ANTHRACÈNE. — Est filtrée et pressée à froid donne :

1° Huiles sont distillées et donnent :

a) Distillatum solide, traité avec IV, 2.
b) Distillatum liquide, passe à III *b* ou est de nouveau distillé.
c)..... Résidu de brai, coke, etc.

2° Résidu est pressé à chaud et donne :

a) Huiles traitées comme VI, 1.
b) Anthracène brut, est lavé avec du naphte, etc., et donne :
α) ..... Anthracène.
β) Dissolution, est distillée et donne :
aa) Naphte de nouveau utilisé pour le lavage.
bb) Phénanthrène, etc., utilisé pour noir de lampe.

V. — Brai. — Utilisé tel que (Brai pour briquettes ou vernis, etc.) ou distillé et donne :

1° Anthracène brut, traité comme IV, 2.
2° Huile de graissage, passe à III ou III, *b*.
3° Résidu ..... Coke.

En résumé, on extrait des huiles légères, la benzine ou naphte et la pyridine, le toluène et le xylène. Des huiles moyennes, on extrait des phénols, et des huiles moyennes et lourdes de la naphtaline. L'anthracène s'extrait enfin des huiles vertes ou anthracéniques.

PÉTROLES, BITUMES ET ASPHALTES

Notions générales.

Le pétrole s'emploie surtout pour effectuer des arrosages superficiels. C'est en Amérique, semble-t-il, que l'idée du pétrolage des routes a pris naissance. En France, c'est surtout l'huile de pétrole que l'on emploie, mais il ne semble pas que cet enduit soit appelé, dans notre pays, à un grand avenir.

Le mazout, résidu de la distillation des pétroles a cependant été employé avec succès.

Les matières bitumineuses et asphaltiques sont, au contraire, incorporées à la route au moment de sa construction.

L'asphalte pur est particulièrement recommandé par certains ingénieurs. On emploie également des liants bitumineux.

Depuis 1901, le bitulithe, système particulier de macadam dont le liant est à base de bitume, est employé aux États-Unis où il a acquis un grand renom (1).

Ces produits, et notamment le bitulithe, s'emploient comme le

(1) W. Calder, Notes on road construction (*The surveyor and municipal and county engineer*, **38**, n° 783, p. 668-675, 1910).

goudron dans la préparation du tar-macadam. On malaxe les pierres chaudes avec le bitume, puis on les étend et on les cylindre pendant qu'ils sont encore chauds. Sur la surface, on étend un lit de ciment bitumineux à prise rapide, puis une couche de graviers que l'on cylindre. On se sert également de ces substances pour composer des mastics, de compositions diverses, et qui servent à faire des bétons d'asphalte. Enfin, on les emploie parfois pour construire des matrices que l'on recharge ensuite en pierrailles.

Composition des pétroles.

Les pétroles, les bitumes et les asphaltes appartiennent à la même famille. Ils sont très variables dans leur composition, surtout au point de vue quantitatif. La composition des pétroles est bien connue, surtout depuis les travaux d'Henri Sainte-Claire-Deville. Celle des asphaltes et des schistes bitumineux est encore obscure.

Contrairement à ce qui a lieu pour le goudron de houille (1), les pétroles bruts de tous les pays se composent surtout de différents carbures à poids moléculaires élevés, de nature non aromatique. Cependant, dans certains pétroles bruts, on trouve de la benzine et ses homologues supérieurs, mais en très petite quantité. La composition des parties lourdes du pétrole est mal connue. Quant aux parties plus légères (benzine, pétrole d'éclairage, huile à gaz et paraffines), elles sont formées d'hydrocarbures dont la nature varie avec la provenance.

Dans les pétroles de Pensylvanie, ces carbures appartiennent surtout à la série du méthane C^nH^{n+2}. Dans les pétroles russes ce seraient surtout des naphtènes, polyméthylènes cycliques dont voici deux exemples :

$$\begin{array}{c} CH^2 - CH^2 - CH^2 - CH^2 - CH^2 \\ \hline \end{array}$$

et

$$\begin{array}{c} CH^2 - CH^2 - CH^2 - CH^2 - CH^2 - CH^2 \\ \hline \end{array}$$

(1) D. Holde (traduction française de L. Gautier), Traité d'analyse des huiles minérales, des matières grasses, des goudrons et bitumes et produits dérivés, Paris, Béranger, 1909.

Les hydrocarbures de l'huile du Texas, riches en soufre et en azote, se composent surtout, d'après MAHERY (1), d'hydrocarbures de la série C^nH^{2n+2}.

Dans les pétroles d'Allemagne, de Roumanie et de Galicie, ce sont tantôt les naphtènes, tantôt les carbures de la série du méthane qui prédominent.

Enfin la pyridine n'est contenue qu'accessoirement dans les pétroles, de même que certaines combinaisons sulfurées.

On retire des pétroles des huiles et des essences, puis des vaselines, et enfin des paraffines. Ces corps sont formés par des dissolutions complexes de carbures les uns dans les autres. Les pétroles bruts contiennent encore en solution des asphaltes, que nous étudierons plus loin.

Les pétroles se fractionnent par distillation. Le résidu de cette distillation est le mazout dont nous avons eu l'occasion de relater les usages.

Asphaltes.

Les asphaltes se trouvent en quantités variables dans les pétroles de divers pays. On distingue les asphaltes durs, à point de fusion élevé, précipitables par la benzine, et ceux qui, fondant au-dessous de 100°, sont insolubles dans un mélange d'alcool et d'éther. Ces asphaltes sont des combinaisons hydrocarbonées, renfermant de l'oxygène.

Pour C. ENGLER (2), les asphaltes, de même que les autres produits résinoïdes contenus dans les pétroles, sont dus à l'action oxydante de l'air. Il est possible qu'ils soient formés par la polymérisation et par l'oxydation des éléments terpéniques du pétrole brut. Enfin beaucoup d'asphaltes contiennent du soufre.

Bitumes.

Ces corps se rencontrent dans les lignites, les schistes bitumineux, les bogheads. On les rencontre encore, mêlés à du calcaire, sous forme de roche dure. Leur composition est encore mal connue. On les sépare par distillation.

(1) *Journ. amer. chem. Soc.*, t. XXIII, p. 264, 1901.
(2) *Gewerbefleiss*, 1887.

Les parties bitumineuses des lignites sont fusibles vers 70-80°. Elles consistent surtout en éthers d'acides libres et en combinaisons sulfurées.

Ces diverses matières ne sont généralement employées que privées de leurs parties les plus volatiles.

ARROSAGE A L'EAU ADDITIONNÉE DE MÉLANGES

Mélange d'eau et de sels déliquescents.

L'arrosage avec des sels déliquescents a pour but de fixer sur la chaussée l'humidité de l'atmosphère et de prolonger, pour ainsi dire, l'effet trop éphémère de l'arrosage à l'eau pure.

On a employé, dans cet ordre d'idées, l'eau de mer, le chlorure de calcium, le chlorure de magnésium.

Westrumite et produits analogues.

La westrumite est du goudron rendu soluble dans l'eau par l'addition d'ammoniaque. On arrose la route avec un mélange d'eau et de 2 à 10 p. 100 de westrumite. Ce mélange est répandu, à l'aide de tonneaux d'arrosage, sur la chaussée préalablement balayée. Le séchage est très rapide ; les matières volatiles s'évaporent et le goudron reste fixé. On obtient ainsi un enduit qui, pendant un temps malheureusement très limité, constitue un palliatif efficace contre la poussière.

Il existe un grand nombre de produits voisins de la westrumite, et qui s'emploient de la même manière que celle-ci. Citons, à titre d'exemple, les produits suivants : pulveranto, apulvite, rapidite, odocriol, pulvivore, poussiérol, bitumine, injectoline, poussièrite, fix, zibellite, goudrogénite, betonite, barnite, antistof, etc.

Le procédé Bouhard, dit procédé de Vichy, consiste dans le répandage d'un mélange d'eau, de goudron, d'huile lourde et de lessive de soude. La matière est lissée au moyen d'un balai.

Tous ces produits donnent des résultats comparables à ceux fournis par la westrumite.

Glutrin.

Ce produit est un résidu de la fabrication de la pâte de bois

destinée à faire du papier. Il se dissout dans les lessives bisulfitiques qui servent à effectuer la séparation de la cellulose du bois. C'est un produit brun, très soluble dans l'eau. La solution précipite très peu par l'alcool.

Ce produit s'emploie également comme palliatif contre la poussière. On le mélange à l'eau dans des proportions convenables et on arrose la route avec ce mélange.

On peut faire de même des rechargements au glutrin. Le glutrin a déjà été utilisé en Amérique, mais les essais tentés à Versailles et à Paris cette année ne permettent pas encore de se prononcer au sujet de son efficacité.

Des essais avaient déjà été entrepris avec des substances analogues, à Lahr, en Allemagne. On arrosait la route avec les eaux épaissies et résineuses d'une fabrique de cellulose. Les résultats ont été satisfaisants.

CHAPITRE II

HISTORIQUE DES EFFETS DU GOUDRONNAGE

A. — GOUDRON

1°. — *Généralités.*

On sait depuis longtemps que, pour les usages horticoles, le goudron ne doit être employé qu'avec la plus grande circonspection. Mais en ce qui concerne son action en tant que revêtement des routes, il semble bien que le premier cri d'alarme ait été poussé tout d'abord par M. Forestier (1), Conservateur du Bois de Boulogne, qui, aux Congrès de la route de 1908 et de 1910, insista particulièrement sur les dommages causés par la pratique du goudronnage, notamment avenue du Bois-de-Boulogne, à Paris. M. Forestier incrimina tout d'abord les vapeurs qui se dégagent, soit au moment de l'épandage, soit postérieurement. Il cita, à l'appui de ses affirmations, le cas d'une bordure de *Sedum spurium* Marsch. située, boulevard Lannes, à l'entrée du bureau du Jardinier principal de la Ville, et qui avait été complètement brûlée le lendemain même d'une application de goudron sur la chaussée. Les appareils, il est vrai, avaient été laissés dans le voisinage de la bordure atteinte. D'autres dégâts avaient été constatés sur des plantes de garniture et en particulier sur le *Pelargonium peltatum* Ait. (Géranium-lierre des jardiniers) et même sur des arbres tels que les *Sophora japonica* qui se trouvent avenue du Bois

Mais M. Forestier ajoutait que l'action du goudron ne se bornait pas là et que, en outre, la légère poussière arrachée à la chaussée par une circulation intense, s'élevait ensuite et, retombant sur les feuilles des arbres et des arbustes, y causait des dégâts considérables. Les feuilles présentaient des taches de brûlure, leurs bords se desséchaient et elles finissaient par se recroqueviller. Les arbres, disait M. Forestier, résistent un

(1) Forestier, Inconvénients du goudronnage (*C. R. des travaux du Ier Congr. intern. de la route*, Paris 1908, p. 88, et *C. R. des travaux du IIe Congr. intern. de la route*, Bruxelles, 1910, p. 282).

certain temps, puis, après quelques années de lutte, ils finissent par périr.

Les espèces suivantes : *Ginkgo biloba* L, *Gymnocladus canadensis* Lam., *Juglans regia* L, *Paulownia imperialis* Sieb, *Gleditschia triacanthos* L. (fèvier), *Populus alba* L, (peuplier blanc), *Alnus glutinosa* L. (aulne), *Æsculus Hippocastanum* L. (marronnier blanc), *Æsculus carnea* Villd. (marronnier rouge), divers *Spiræa*, *Symphoricarpus*, *Deutzia* et *Ribes*, s'étaient montrées particulièrement sensibles.

En résumé, M. Forestier signalait le danger de la pratique du goudronnage pour la végétation et distinguait, d'une façon nette, l'action des vapeurs de celle des poussières.

Dès 1908, la communication de M. Forestier eut pour conséquence de mettre à l'ordre du jour la question de l'influence possible du goudronnage des routes sur la végétation avoisinante et le journal « The Surveyor and municipal and county engineer, » ouvrit une enquête auprès des county surveyors anglais, sur cette importante question (1). La très grande majorité des réponses (10 sur 19) sont entièrement favorables à l'emploi du goudron et ne signalent ni dommage, ni plaintes (2). Les autres avis ne sont d'aucune utilité, puisqu'ils émanent de surveyors qui n'emploient pas le goudron et ne peuvent rien dire; mais, cependant, quelques ingénieurs admettent la possibilité d'une action, d'ailleurs purement indirecte. Cette action serait due au fait suivant : le goudron forme, à la surface du sol de la chaussée, un enduit imperméable. Dans ces conditions, l'eau et l'air ne peuvent pas pénétrer aisément jusqu'aux racines des plantes voisines, pendant que, d'autre part, le gaz d'éclairage provenant des fuites des conduites souterraines, ne pouvant plus s'échapper par la chaussée, doit nécessairement passer par les endroits où la terre n'est pas recouverte d'un enduit, c'est-à-dire au voisinage des racines des arbres. Celles-ci, privées d'air et d'eau, et atteintes par le gaz, qui leur est très nuisible, dépériraient ainsi, pouvant causer la mort de l'arbre. M. Fran-

(1) *The Survevor and municipal and county engineer* vol. XXXIV, 5 sept. 1908.

(2) D'après M. Lloyd-Davis, on n'aurait constaté, à Alexandrie, aucun dommage sur les végétaux placés en bordure des voies goudronnées (*IIe Congr. de la route*, Bruxelles, 1910. Rapport n° 40).

cis Wood, de Fulham, admet qu'il puisse se produire des infiltrations des huiles les plus légères dans le sol, ce qui pourrait, d'après lui, nuire à la végétation.

Quelques autres considérèrent, sans plus préciser, qu'une action nuisible était possible, et seul Mr. F. F. Bunting, de Maidstone, admit la possibilité de l'action des vapeurs au moment de l'épandage.

Que faut-il conclure de cette enquête?

A mon avis, il serait imprudent de s'y arrêter trop longtemps. Nous ignorons dans quelles conditions les observations ont été faites. D'autre part, nous avons vu que les ingénieurs anglais emploient du goudron raffiné, c'est-à-dire privé, par distillation, de ses parties les plus volatiles. Ce goudron obtient la préférence pour des raisons techniques et aussi pour un motif qu'il n'est pas inutile de rappeler ici; c'est à cause du danger (1) que présente le goudron brut lorsqu'il est appliqué sur des routes voisines de rivières à poissons. L'eau de pluie, lavant la route, dissout les parties les plus volatiles du goudron et les entraîne dans la rivière où elles provoquent la mort de nombreux poissons.

En résumé, cette enquête ne peut nous être d'aucune utilité pour les raisons suivantes :

1° Le goudron raffiné peut être moins nocif que le goudron ordinaire.

2° Nous ne connaissons pas l'intensité du trafic auquel sont soumises les routes qui ont été l'objet de l'enquête.

3° Les observations faites sur ces routes ont pu être d'une durée trop courte.

4° Enfin, le climat de l'Angleterre est moins chaud et moins ensoleillé que le nôtre et nous verrons que c'est là une condition défavorable à la mise en évidence de l'action nocive du goudron.

La question reste donc entière, et nous devons nous demander ce qui existe, dans la littérature scientifique, au sujet :

De l'action des vapeurs goudronneuses ;

De l'action des poussières goudronneuses ;

De l'action possible du goudron sous une autre forme.

(1) *The Surveyor*, 14 oct. 1910, p. 520.

2° *Action des vapeurs goudronneuses.*

En 1903, MM. Haselhoff et Lindau ont publié un ouvrage très important (1) dans lequel l'influence des vapeurs de goudron sur la végétation a été étudiée d'une manière très complète. A cette époque, on ne goudronnait pas encore les routes, mais on avait à s'inquiéter de l'influence que pouvaient avoir les émanations goudronneuses provenant soit de palissades goudronnées, soit d'usines. — Voici le résumé de l'intéressant exposé fait par ces auteurs sur la question.

Les vapeurs de goudron sont très nuisibles à la végétation. La mort des feuilles survient presque encore plus vite sous leur influence que sous celle des gaz acides.

Si maintenant on n'a pas encore entendu parler de dégâts s'étendant à une grande surface ou dépassant la mesure ordinaire, cela tient à l'usage restreint que l'on fait du goudron de houille (2).

Comme il n'y a que les vapeurs produites par la chaleur qui agissent d'une manière nuisible, il en résulte qu'il n'y a lieu de ne considérer qu'un très petit nombre des modes d'usage du goudron.

Il s'agit surtout des chaudrons à goudron que l'on installe parfois dans le voisinage de végétaux et que l'on échauffe pour préparer des enduits au goudron. Ce premier mode d'action nuisible est très fréquent.

Partout où, dans les fermes, on fait des enduits au goudron sur les toits ou sur les clôtures, les chaudrons sont installés dans les cours ou les jardins, et leurs vapeurs se répandent sur les plantes du voisinage.

Lorsqu'un semblable appareil reste longtemps en action, on rencontre fréquemment, sur les branches basses des arbres, des feuilles séchées et brunies.

Le dommage est cependant toujours localisé et n'a donné lieu qu'à quelques plaintes lorsque des plantes de valeur, telles que des rosiers ou des arbres fruitiers, ont été atteintes.

(1) Dr E. Haselhoff et Dr G. Lindau, Die Beschädigung der Pflanzen durch Rauch, in 8° de 412 pages. Leipzig Bornträger, 1908.

(2) Rappelons que nous résumons un exposé écrit en 1903.

La vapeur de goudron peut encore, dans un espace clos, agir après coup lorsque l'enduit de goudron n'est pas tout à fait sec, et qu'il est échauffé par des conduits de chaleur courant dans son voisinage. De semblables cas ne sont pas rares dans les serres dont les parois ont été enduites de goudron en vue d'écarter l'humidité.

En Angleterre, on a enregistré de semblables effets (1) dont la cause resta tout d'abord obscure, et qu'un peu d'attention fit découvrir.

On a pu remarquer qu'en été, alors que les serres sont fréquemment aérées par des courants d'air qui entraînent tous les produits nuisibles, on n'observe aucun dommage, alors qu'en hiver, au contraire, lorsqu'on aère très peu et que l'on chauffe la serre, il s'ensuit une abondante chute de feuilles.

Les jeunes plantules, les boutures (par exemple d'*Erica*) sont tout particulièrement sensibles.

En général il est suffisant, lorsque les serres dans lesquelles se trouvent des enduits au goudron doivent être utilisées, d'attendre que toute odeur en ait disparu (2).

Le Karbolineum (3) est souvent employé pour imprégner le bois. Ce corps est très nuisible dans les serres fermées et peut encore causer des dégâts après deux et même trois ans (4).

P. Sorauer (5), signale des dommages causés sur la pomme de terre par un établissement d'imprégnation du bois où l'on travaillait avec le Karbolineum. Après que le vent avait, pendant cinq jours, porté sur un champ les vapeurs de cet établissement d'imprégnation, les feuilles, qui étaient déjà bien développées, avaient un aspect jaunâtre, bronzé et marbré. Il s'est produit finalement de nombreuses taches punctiformes à la face supérieure et, par suite de la fusion de ces petites taches, la plus grande partie des feuilles exposées offraient une surface presque continue, marbrée de brun et de jaune, et qui paraissait brillante tant que la feuille restait fraîche. Le tissu

(1) *Gardener's chronicle*, 1876, 2, série 5, p. 532.

(2) *Rev. horticole*, 1884, p. 244.

(3) Le Karbolineum est composé presque exclusivement de créosote, laquelle est, comme on le sait, un mélange de divers phénols et provient du goudron de bois.

(4) P. Sorauer, *Arb. d. d. landw. Ges.* Heft 50, p. 110-189. 1900.

(5) R. Jungner, *Arb. d. d. landw. Ges.* 1901. Heft 60, p. 128.

compris entre les surfaces brûlées se flétrissait et jaunissait.

La surface inférieure montre le même dessin, mais moins accentué.

Dans un autre cas, il s'agit de l'attaque de rosiers et de fraisiers par les vapeurs d'une usine d'imprégnation. Les feuilles adultes des fraisiers à gros fruits apparaissent, en certain points de leur surface, d'un brun violet brillant ; par transparence on peut reconnaître la présence de beaucoup de points bruns répandus sur la surface de la feuille.

Aux points brillants, la pellicule supérieure était séparée et le parenchyme palissadique desséché.

Une autre observation de Sorauer, qui appartient au même ordre de faits, est la suivante :

Dans un jardin avoisinant une usine à gaz, la surface des feuilles de framboisiers poussant le long d'une cloison en planches présentait une coloration jaune et même brune. La feuille allait jusqu'à se dessécher, et cela avait pour conséquence une mort partielle des extrémités des rameaux. L'origine de ce dommage dut être attribuée aux vapeurs de goudron qui se dégageaient de l'usine.

R. Jungner (1) enregistre le dommage subi par des planches de pommes de terre le long d'une clôture légère enduite de Karbolineum peu de temps auparavant ; les feuilles avaient pris une couleur gris verdâtre, à reflets métalliques.

MM. Haselhoff et Lindau ont institué, dans le but de se faire une idée de l'intensité du dommage causé, un certain nombre d'expériences avec du goudron raffiné et non raffiné.

Comme, à part des différences individuelles, les mêmes effets ont été obtenus dans les deux séries d'expériences, il n'est pas nécessaire de les séparer dans l'exposé des résultats.

Les auteurs se servaient d'une chambre à fumée, constituée par une sorte de cage vitrée fermée à sa partie supérieure par un disque pouvant aisément s'enlever et se remettre. La plante entière pouvait être placée dans cette cage.

Pour produire les vapeurs de goudron on installe, dans la

(1) *Praktisch Ratgeb. f. Obrt. u. Gartenbau*, 1889, p. 174-611. — *Arb. d. d. landw. ges.* 50, p. 110-189, 1900.

chambre à fumée, un trépied avec un vase de fer-blanc, qui peut être chauffé avec une lampe à alcool.

Quand le goudron, à l'aide d'une petite flamme, a été porté un certain temps à l'ébullition, de sorte que la boîte soit remplie par une vapeur opaque brune, le disque de fermeture est rapidement soulevé et la flamme soufflée avec un tube de verre. Lorsqu'on a laissé retomber le disque, les plantes sont encore maintenues dans la chambre, de manière à ce que l'on atteigne la durée totale de l'expérience. Elles sont alors retirées, puis placées près d'une fenêtre ouverte ou dans une chambre aérée et éclairée.

La durée des expériences était d'un quart d'heure et d'une demi-heure, mais déjà après un quart d'heure on pouvait observer un dommage causé sur la plante.

Les notes qui sont résumées ci-dessous ont été prises environ deux et vingt-quatre heures après la fin de chaque expérience.

Le seigle et le froment offraient, à la fin de l'expérience, des feuilles retombant d'une manière flasque et recourbées vers le bas à partir de leur base ou de leur tiers inférieur. La couleur en était d'un vert livide qui se tournait, vers la pointe, en un jaune mat. Souvent la feuille entière était teintée de jaune. Le limbe était quelque peu ratatiné et les nervures paraissaient plus saillantes. Le jour suivant, la majeure partie des feuilles avaient une couleur jaunâtre et étaient plus ou moins sèches.

Chez le pois, les feuilles se montraient complètement flétries et flasques, mais elle restaient vertes et devenaient seulement, plus tard, un peu pâles. Tout d'abord se flétrissaient les feuilles et les branches les plus âgées, et ensuite les plus jeunes. Chez quelques plantes, ces dernières supportaient l'action, et se montraient aussi fraîches qu'au début de l'expérience. Le jour suivant, les rameaux étaient tous également attaqués. Ils étaient en partie flétris, de sorte qu'ils se plissaient tout en restant presque droits, mais des sillons longitudinaux laissaient deviner le début du desséchement. La plupart des plantes moururent le jour de l'expérience.

Les haricots souffrirent de la même manière. Ici, l'aspect brillant de la surface supérieure des feuilles se manifesta plus

fortement que chez le pois, de sorte que ces feuilles parurent laquées.

Après vingt-quatre heures, on ne voyait plus que des taches de dimensions réduites qui disparaissaient ensuite presque complètement. Les pétioles, par contre, se desséchaient et pendaient flétris dans le jour qui suivait l'expérience.

Les tiges se ratatinaient et tombaient ou séchaient successivement, le desséchement des feuilles se poursuivant très vite. Très fréquemment celles-ci s'enroulent par leurs bords. Les plantes meurent ensuite.

Les dahlias se comportent comme les haricots, seulement la coloration brune des feuilles et des tiges apparaît encore plus nettement. Les parties préalablement vertes deviennent presque bronzées et montrent une surface brillante. La flétrissure se produit aussitôt après l'enfumage et se poursuit si vite que, le jour de l'expérience, toutes les plantes moururent sans exception.

Les feuilles de rosier montrèrent une plus grande résistance. La coloration brune des feuilles se produisit très nettement; lorsqu'on les regardait par transparence, on voyait transparaître les taches brunes. De temps en temps, une brunissure se produisait à partir des bords, ainsi qu'un enroulement de ceux-ci. Lorsque les feuilles n'étaient pas encore mortes au bout de vingt-quatre heures, alors commençait le desséchement des parties bronzées des feuilles et des tiges, qui paraissaient comme laquées.

Les feuilles de poirier sont très sensibles. Elles présentent tout de suite des bords brunis ou noircis ; la coloration brune gagne rapidement et, le jour suivant, la plupart des feuilles sont mortes. De même les jeunes feuilles et les rameaux encore verts noircissent. Une variété à feuilles velues, qui fut expérimentée une fois, est un peu plus résistante. A la fin de l'expérience, ses feuilles étaient encore normales, mais après un jour elles présentaient sur leurs bords quelques petites taches sombres.

Le chêne ne présentait généralement pas de dommage à la fin de l'expérience ; au plus les feuilles montraient-elles quelques taches transparentes, mais cela n'était pas très fréquent. Le

jour suivant, les bords étaient le plus souvent un peu brunis, ou encore toute la surface avait pris un ton bronzé. Plus rarement les feuilles étaient brunâtres lorsqu'on les regardait par transparence, et quelque peu flétries. Les pétioles et la nervure médiane furent colorés dans un cas. En somme l'action mortelle du goudron ne s'est pas manifestée sur le chêne, car la plupart des feuilles survécurent à l'enfumage.

Le *Pinus montana* fut absolument résistant, l'*Abies brachyphylla* ne présenta ou bien aucun dommage, ou bien une légère coloration jaune de la pointe des aiguilles le jour suivant. Par contre, le mélèze se montra sensible. La plupart des aiguilles se coloraient en jaune dès la fin de l'expérience. Chez quelques-unes la pointe est seulement jaune, d'autres sont de suite complètement jaunies. Après un jour elles sont déjà séchées et tombent facilement.

Haselhoff et Lindau concluent de ce qui précède qu'il n'y a que le sapin et le pin de montagne qui se soient montrés résistants, que par contre toutes les autres plantes expérimentées sont plus ou moins sensibles à l'action des vapeurs du goudron. Si l'on excepte le chêne, les vapeurs agissent mortellement sur toutes ces plantes : les plantes annuelles meurent rapidement, les végétaux ligneux perdent complètement leurs feuilles.

Comme caractère permettant de reconnaître extérieurement les dégâts causés par le goudron, il faut citer principalement le laquage des feuilles et leur coloration sombre. C'est surtout le premier caractère qui, lorsque le dommage est récent, apparaît nettement. C'est également le desséchement rapide des feuilles, accompagné de leur coloration brune ou noire, qui permet de se faire une opinion sur l'origine du dommage. Mais, bien que cela soit facile à reconnaître, on ne doit pas diagnostiquer qu'il s'agit des vapeurs de goudron tant qu'il n'est pas établi que les plantes ont été exposées à leur action. Lorsque les feuilles sont conservées dans l'alcool, leur laquage superficiel disparaît par dissolution.

L'étude anatomique des feuilles attaquées a montré de petites variations, lesquelles, de même que dans les variations morphologiques, peuvent être également produites sous l'influence de diverses circonstances extérieures. Cela se

montrait principalement par le noircissement du contenu cellulaire, par suite de la mise en liberté de tanin. Tantôt la coloration était faible, tantôt très intense, sans qu'on puisse trouver en cela une indication pour apprécier la plus ou moins grande mise en liberté de tanin.

Chez le seigle, le contenu de toutes les cellules était fortement plasmolysé, sans que la limite des grains de chlorophylle fût devenue imprécise. Il n'y avait que peu de cellules noircies. Le blé s'est comporté de la même façon, mais l'action a été plus forte. Les grains de chlorophylle étaient beaucoup moins nets, de sorte que le contenu cellulaire, fortement contracté, était teint presque uniformément.

Les cellules épidermiques sont tout à fait hyalines et ne montrent aucun précipité. Par contre, beaucoup de cellules du mésophylle se présentent avec un contenu cellulaire brun ou noir. L'origine de la coloration est la précipitation du tanin.

Les haricots avaient leurs cellules fortement plasmolysées dans lesquelles les grains de chlorophylle étaient encore distincts (1). Les précipitations de tanin n'existaient pas ou étaient réduites à de petites ponctuations sombres visibles à l'œil nu sur les bords. L'étude anatomique des pois a donné les mêmes résultats. Malgré la rareté des noircissements observés ici, il a été possible d'en déterminer la localisation exacte. Sur des coupes tangentielles de la face inférieure de la feuille on voit nettement, en certains points, que les premières cellules dans lesquelles se produit la précipitation du tanin se trouvent dans le voisinage des cellules stomatiques. A partir de la chambre sous-stomatique des coulées de cellules noircies se répandent dans le tissu. Ces coulées ne sont naturellement pas longues, mais elles se répandent à travers tout le mésophylle jusqu'à l'épiderme supérieur. Les cellules épidermiques ne présentent pas de noircissement.

Chez les feuilles de rosier, les noircissements se montrent avec un contour significatif. A la vérité la plasmolyse du contenu n'est pas extrêmement forte, mais les grains de chlorophylle n'apparaissent plus nettement. Le parenchyme palis-

(1) Cette étude a été faite sur des matériaux conservés et sur des feuilles tout aussitôt après la fin de l'enfumage.

sadique est noirci par masses plus ou moins étendues, ou simplement bruni ; les cellules du parenchyme lacuneux, par contre, ne montrent que quelques précipitations isolées du tanin. Extérieurement, les places brunies du tissu assimilateur ressortent comme des taches sombres.

Il en est de même chez le poirier. Ici il est possible de suivre de près les processus de la désorganisation du protoplasma. En même temps que la plasmolyse se produit, les grains de chlorophylle deviennent indistincts et disparaissent petit à petit dans la masse protoplasmique, pendant qu'il se forme des gouttes d'huile jaune. Il est vraisemblable que celles-ci ne se composent pas seulement des produits de dissolution de la chlorophylle, mais aussi des produits de la désorganisation ou de l'altération du protoplasma. Là-dessus il se produit un brunissement du plasma contracté de sorte que tous les constituants de la cellule se trouvent confondus. Si on fait agir de l'hydrate de chloral sur les coupes, la coloration sombre disparaît petit à petit pour faire place à une coloration verte qui devient de plus en plus claire.

Chez le chêne, on n'observe presque rien. La plasmolyse est faible et la séparation de tanin ne se produit que dans quelques cellules.

Les aiguilles du mélèze n'ont pas toujours montré le même degré d'altération. Le plus souvent, il se produit simplement une désorganisation du protoplasma avec apparition d'une grosse goutte d'huile jaune ; les grains de chlorophylle sont, la plupart du temps, encore intacts. Lorsque les aiguilles sont très attaquées, la plupart des cellules chlorophylliennes présentent un fort brunissement de leur contenu. Il s'ensuit une dissolution complète des grains de chlorophylle, mais sans production de gouttes d'huile. Les cellules épidermiques restent intactes.

Chez *Abies brachyphylla*, quelques aiguilles se sont montrées attaquées. Les auteurs ont constaté çà et là le noircissement de quelques cellules dans les tissus, mais ils ne peuvent dire si le goudron a joué un rôle dans la mortification de ces cellules.

Comme résumé de cette longue étude, MM. Haselhoff et Lindau estiment que les caractères suivants marquent l'action

des vapeurs goudronneuses sur les plantes. *Au point de vue morphologique*, feuilles brunies et brillantes se flétrissant plus tard, pendant qu'il se forme des taches brunes, dans lesquelles tout le tissu meurt. Par suite de la forte plasmolyse qui se produit, toute la plante se fane. *Au point de vue anatomique*, dissolution des grains de chlorophylle, désorganisation du protoplasma avec production de gouttes d'huile jaunes ou brunes. Le contenu cellulaire, contracté, se colore en brun ou en noir par suite de la mise en liberté du tanin.

En ce qui concerne, d'une manière générale, la constatation même des dommages causés par les vapeurs de goudron, nous n'aurons pas grand'chose à ajouter à l'exposé de MM. Haselhoff et Lindau dont nous venons de donner le résumé. Ces dommages sont, en effet, bien connus des jardiniers et des agriculteurs. On sait (1), par exemple, que les traitements insecticides à base de goudron ou d'huiles de goudron avaient dû être abandonnés pour la vigne. On utilisait en effet, pour la destruction de l'œuf d'hiver du phylloxera, des formules, dues à Balbiani, dont l'emploi dut être laissé de côté en raison des dommages qu'il causait aux plantes.

Tout récemment M. Mirande (2) a effectué toute une série d'expériences dont le but principal était de rechercher par quel mécanisme les vapeurs goudronneuses agissent sur les plantes vertes.

Il a eu l'occasion, au cours de ces études, d'expérimenter les divers constituants du goudron et le goudron lui-même. Ces expériences peuvent se diviser en deux séries.

Tout d'abord, M. Mirande a soumis des plantes vertes, dans des tubes et sous des cloches, à l'action de vapeurs dégagées par de l'ammoniaque, des carbures, des phénols, ou enfin par le goudron lui-même. Ces différents corps agissent sur les feuilles, qu'ils font noircir, pendant qu'ils provoquent généralement un dégagement gazeux. L'action est plus ou moins intense suivant les corps que l'on met en expérience. C'est

(1) Cantin, Sur la destruction de l'œuf d'hiver du Phylloxera par le lysol (*C. R. Acad. des Sc.*, **18**, p. 178-179, 1904).

(2) Marcel Mirande, L'action du goudron sur les plantes vertes (*Rev. gén. des Sc.*, **22**, n° 5, 11 pages, 15 mars 1911).

ainsi, par exemple, que la naphtaline et l'anthracène ont une action beaucoup plus modérée que celle des autres constituants du goudron.

En ce qui concerne l'action du goudron lui-même, voici ce qu'en dit M. Mirande : « A la température ordinaire, dans les » feuilles de laurier-cerise, on obtient à la fois noircissement » et dégagement, l'effet est produit au bout de deux jours » environ. Les feuilles à cuticule peu épaisse (marronnier, seringa, » deutzia, spirées, etc.) se recouvrent, en moins de vingt-quatre » heures, de taches rousses ou noires. Si l'on soumet les plan- » tes à l'action d'une couche de goudron solidifiée, ou aux » vapeurs dégagées par une planchette passée au goudron, on » obtient encore, mais plus lentement, les mêmes effets.

» A chaud, et même sans atteindre une température un peu » élevée, le goudron émet des vapeurs dont l'action est extrê- » mement rapide, non seulement sous cloche, mais aussi à » l'air libre. Le noircissement et le dégagement sont obtenus » en quelques minutes. »

M. Mirande a fait, en second lieu, des expériences en plein air avec des plantes en pots suspendues au-dessus d'une aire en planches de quatre mètres carrés de surface, placée au milieu d'un jardin, sur un sol complètement dégagé où aucun mur ou écran ne faisait obstacle soit à l'action du soleil, soit à celle de l'air. « Le goudron était épandu sur ce plateau à la » température de 70° ou 80°, à laquelle on le chauffe habi- » tuellement, lors du goudronnage des routes, mais sans » mélange de sable. Les feuilles atteintes par les vapeurs du » goudron chaud sont tuées avec une grande rapidité. Quand » le goudron est refroidi, et même solidifié, les vapeurs qu'il » continue à émettre agissent avec plus ou moins d'intensité » suivant la température, l'action directe du soleil, l'agitation » de l'air. Des *Carex*, suspendus à une hauteur de cinquante » centimètres environ au-dessus de la nappe goudronnée, ont » été complètement brûlés au bout de quelques jours ; des » plantes de ricin et de tabac se sont flétries peu à peu. Des » plantes suspendues à plus d'un mètre de hauteur ont bien » moins souffert ; quelques-unes ont résisté complètement. Il » est inutile de dire que toutes ces plantes étaient conve-

» nablement arrosées chaque jour, et n'ont pas souffert du fait
» de la sécheresse. »

Les expériences de M. Mirande se rapprochent, mieux que celles de Haselhoff et Lindau, des conditions de la pratique et démontrent la possibilité d'une action des vapeurs au moment de l'épandage et même après le séchage du goudron.

Ces expériences ne sont pas confirmées complètement par les essais ultérieurs de M. Griffon (1) qui n'admet que dans certains cas l'influence des vapeurs en plein air.

Mais M. Mirande fait encore un pas de plus en cherchant à expliquer le mécanisme de cette action des vapeurs et, ici encore, nous lui emprunterons son texte même.

« Les vapeurs pénètrent dans les cellules végétales vivantes
» en traversant leur membrane cellulosique, et provoquent
» dans ces cellules la rétraction de la masse protoplasmique et
» son décollement d'avec la membrane de cellulose : c'est le
» phénomène bien connu de la plasmolyse. Si l'action de la
» plasmolyse est de trop longue durée, la cellule est tuée. Con-
» sécutivement à la mort plasmolytique des cellules, les mem-
» branes plasmiques ayant perdu leur pouvoir osmotique, de
» l'eau est exosmosée dans les méats cellulaires et aussi à
» l'extérieur de la plante. Cette eau contient en dissolution des
» substances diverses, qui, souvent, après l'évaporation du
» liquide, cristallisent à la surface des épidermes. En outre, la
» libre diffusion s'opère à l'intérieur des tissus entre les sub-
» stances précédemment localisées dans la plante vivante. Ces
» substances, ainsi arrivées en contact, réagissent chimiquement,
» le plus souvent par l'action diastasique, pour produire des
» substances nouvelles, dont les unes, fréquemment colorées,
» restent dans les cellules, et dont d'autres, volatiles, peuvent
» se dégager à l'extérieur.

» Ces actions diastasiques, qui se passent entre substances
» oxydables ou hydrolysables contenues dans certaines cellules
» d'un organe et arrivées au contact de diastases appropriées
» contenues dans d'autres cellules du même organe, entrent
» dans la catégorie des faits observés pour la première fois

(1) Ed. Griffon, Influence du goudronnage des routes sur la végétation avoisinante (*C. R. Acad. des Sc. de Paris*, **151**, 23, p. 1070, 1073, 1910).

» par M. Guignard dans ses recherches classiques sur la loca-
» lisation des principes végétaux.

» Fixons, du reste, les idées au moyen de quelques exemples.
» Si l'on soumet aux vapeurs d'iode, de mercure, de sulfure
» de carbone, de chloroforme, d'éther, etc., une feuille d'*Aucuba*
» *japonica*, elle noircit, avec une vitesse plus ou moins
» grande suivant la vapeur employée. La feuille contient une
» substance isolée et étudiée MM. Bouquelot et Herissey,
» l'*aucubine*, qui, sous l'influence d'une diastase très répandue
» chez les plantes, l'*émulsine*, se dédouble, par hydrolyse, en
» glucose et en une substance brune qui colore les cellules. »

C'est par suite d'actions du même genre dues à d'autres ferments que l'on observe, chez certaines plantes, des dégagements de gaz, et notamment d'acide cyanhydrique.

En résumé, sous l'influence des vapeurs d'un grand nombre des corps qui constituent le goudron, il se produit des phénomènes de noircissement et de dégagement. Suivant les vapeurs, il y aura simplement noircissement, ou bien à la fois noircissement et dégagement, et dans d'autres cas simplement dégagement. Mais les expériences que nous venons de décrire sont des expériences de laboratoire faites dans des conditions qui ne se rencontrent pas dans la pratique. Les résultats des expériences de jardin varient, au contraire, avec les conditions dans lesquelles on opère.

3° Action des poussières goudronneuses.

J'entends, par action des poussières, l'action produite par les poussières qui, le long des routes goudronnées, se déposent sur le feuillage des arbres. Il est bien entendu que je ne préjuge, en aucune façon, du *mode d'action* de ces poussières. On a parfois pensé qu'elles agissaient par corrosion directe, alors que M. Mirande (1) pense, au contraire, que ces poussières agissent par les vapeurs qu'elles émettent. J'ai cru devoir, néanmoins, conserver cette division en action des vapeurs et action des poussières car elle répond, au point de vue pratique à une distinction qu'il était des plus intéressant de maintenir.

(1) Mirande, *loc. cit.*

Jusqu'ici l'action des poussières a été étudiée par MM. Mirande (1) et Griffon (2). M. Mirande plaçait des feuilles sous cloche ou en tubes et les saupoudrait assez copieusement avec des poussières goudronneuses mêlées de sable. Ces poussières étaient obtenues en pilant des fragments goudronneux prélevés sur une route goudronnée d'assez fraîche date. Les feuilles, au bout de quelques jours, présentaient quelques taches brunes. Dans les mêmes conditions, de l'asphalte frais en poussière ou du bitume de Judée en poussière provoquent assez rapidement le noircissement des feuilles.

Mais dans les expériences en plein air qu'il a tentées avec les mêmes produits, M. Mirande n'a pas obtenu de dommages visibles.

M. Griffon n'a effectué que des expériences en plein air, c'est-à-dire dans des conditions plus voisines de celles de la pratique. « De la poussière provenant de l'avenue du Bois, » répandue sur des feuilles de *Begonia* et de *Pelargonium* (lierre » et Mme Salleron), de saxifrages, plantes à tissus très aqueux » et délicats, produisait des brûlures, alors qu'avec de la pous- » sière de route ordinaire aucune action nuisible ne se mani- » festait. Par contre, dans les mêmes conditions (temps humide » et frais, il est vrai), de très nombreuses espèces herbacées et » ornementales, des plantes de grande culture, des arbres et » des arbustes n'ont présenté aucun symptôme de maladie. »

Et l'auteur ajoute : « Mes essais, qui expliquent le dépé- » rissement de certaines plantes d'ornement, ne peuvent donc » rendre compte du brunissement des feuilles de marronniers et » d'autres arbres sur certaines avenues. »

Ainsi, l'ensemble des expériences effectuées avec de la poussière n'avait donné jusqu'ici que des résultats incertains, et il pouvait sembler que les vapeurs jouaient un rôle prépondérant dans la production des dommages qui avaient été attribués au goudronnage des routes.

(1) Mirande, *loc. cit.*
(2) Griffon, *loc. cit.*

4° Action du goudron sous d'autres formes.

Nous avons noté que certains ingénieurs anglais, lors de l'enquête faite par le *Surveyor*, ont admis la possibilité d'une action nocive du goudron. Mais pour eux cette action proviendrait d'une imprégnation du sol par les matières goudronneuses. Les portions solubles, entraînées assez loin, auraient pu, d'après ces messieurs, causer des dommages aux racines des arbres environnants.

L. Just (1), en 1884, avait institué des expériences en vue de rechercher si le goudron avait une action nocive dans le sol. Il a pu se rendre compte que, même dans un sol fortement imprégné de goudron, les plantes ne souffrent pas.

Dans une terre ainsi préparée, les légumes et les pommes de terre ne prennent aucun goût de goudron. Il en résulte que dans l'emploi du goudron pour les usages ruraux, c'est surtout l'émission des vapeurs qui constitue la cause des dommages causés par le goudron.

D'autre part, d'après Haselhoff et Lindau (2), on ne doit admettre le karbolineum pour la teinture des pieux, qu'avec la plus grande circonspection.

En effet on a constaté que les racines des plantes qui se trouvent au voisinage des pieux imprégnés sont attaquées et meurent.

Enfin, au moment où le journal *The Surveyor* fit l'enquête dont nous avons parlé longuement, plusieurs ingénieurs émirent l'hypothèse que le revêtement goudronneux pouvait nuire aux arbres par son imperméabilité. Le manteau de goudron pouvait agir, d'après eux, en empêchant l'air et l'humidité de parvenir jusqu'aux racines des arbres.

Une conversation avec M. A. Puttemans, chef du laboratoire de pathologie végétale du Musée national de Rio de Janerio, m'a prouvé que cette hypothèse pouvait, dans certains cas, se réaliser. Une route bordée de palmiers avait été asphaltée, à Rio, et si complètement que le revêtement emprisonnait le pied

(1) L. Just, Ber. üb. die Tätigkeit der Grossherz. Baden Pflanzenphys. Versuchsanstalt zu Karlsruhe im Jahre, 1884, Karlsruhe, 1885.

(2) Haselhoff et Lindau, *loc. cit.*

des stipes. Les arbres s'étaient mis à dépérir, mais ils recouvrèrent la santé lorsqu'on eut ouvert l'asphalte au voisinage de leur pied, ce qui leur rendit l'air et l'humidité.

B. — CONSTITUANTS DU GOUDRON

Différents auteurs ont recherché l'influence, sur la végétation, de certains des corps qui constituent le goudron.

1° *Ammoniaque.*

Les goudrons, même les plus ordinaires, qui sont employés sur les routes, sont généralement déshydratés. Néanmoins, il est à peu près impossible de préparer, industriellement, du goudron déshydraté ne contenant plus d'ammoniaque.

Même en faibles proportions (2 centimètres cubes d'ammoniaque pour 230 volumes d'air), ce corps se montre très nuisible à la végétation, produit sur les feuilles des taches noires et les fait mourir (1).

2° *Pyridine et corps voisins.*

F. Oliver (2) a entrepris des recherches sur l'action des brouillards des villes sur la végétation et, à cette occasion, il a expérimenté l'action de la pyridine et des corps voisins.

Il opérait dans une cloche, sous laquelle il plaçait la plante en expérience. Suivant la grosseur de la cloche, il y introduisait une ou plusieurs gouttes de pyridine sur une feuille de papier buvard. L'expérience terminée, il faisait l'étude macroscopique et microscopique du fragment de plante expérimenté. Lorsqu'on traite de cette manière un rameau de *Bouvardia*, on observe que, d'heure en heure, les feuilles en deviennent plus transparentes. Cela se produit tout d'abord vers la pointe et sur les bords, puis suivant des taches disposées au milieu du limbe. En même temps, on observe que le vert des feuilles devient un peu plus sombre. Dans toutes les cellules se produit le phénomène

(1) Voy. : Haselhoff et Lindau, *loc. cit.*, et Paul Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, t. I, Berlin, 1909.

(2) F. Oliver, *Journ. of the Horticultural Society*, **16**, p. 28.

de la plasmolyse. Les cellules épidermiques se colorent en brun par suite de la mise en liberté d'un peu de tanin.

Les grains de chlorophylle ne sont pas notablement altérés, mais leur forme est légèrement changée par suite de la contraction du protoplasma ; leur couleur reste la même. L'étude spectroscopique de l'extrait alcoolique ne montre guère de différences avec l'extrait normal. Chez le *Bouvardia*, l'extrait des feuilles traitées tout aussitôt après l'expérience est tout à fait normal, pendant que l'extrait de feuilles préparé vingt-quatre heures après l'expérience présente de plus grandes différences.

Chez le *Rhododendron* et chez l'*Hydrangea hortensis*, il se produisit une légère coloration jaune des chloroplastes.

L'étude spectroscopique des grains colorés en jaune montra quelques différences vis-à-vis des grains normaux.

Des résultats analogues ont été obtenus avec d'autres plantes de serre telles que : *Justicia carnea*, *Centropogon lucianus*, *Dendrobion nobile*, *Coloclinium ianthinum*, *Hydrangea hortensis*, *Begonia*, et autres.

L'apparition de la coloration brune dépend de la teneur des cellules en tanin : plus celle-ci est grande et plus fort est le brunissement.

Lorsque les vapeurs de pyridine agissaient tout d'abord sur la face inférieure de la feuille, riche en stomates, il se produisait des dégâts beaucoup plus considérables que lorsque l'action se produisait vers la face supérieure. Il en résulte qu'il faut admettre que les vapeurs de pyridine pénètrent surtout par la voie stomatique dans l'intérieur des feuilles.

Oliver expérimenta de la même manière que la pyridine, sous forme de vapeurs, les corps suivants : lutidine, picoline, pipéridine, chinoline, thiophène et nicotine. Les vapeurs de nicotine étaient obtenues en faisant passer dans la cloche de la fumée de tabac à l'aide d'un tube. Tous ces corps agissent d'une manière sensiblement égale à celle de la pyridine, sauf peut-être le thiophène, dont l'action est plus énergique.

La pyridine, dans les conditions des expériences d'Oliver, s'est donc montrée très nuisible. Néanmoins, depuis quelque temps, on a proposé l'emploi de ce corps, en viticulture, pour

la destruction de la *Cochylis* et de l'*Eudemis*. M. Cazeneuve (1) l'emploie, sans brûler les jeunes pousses, à la dose de 0,05 p. 100 et il a constaté qu'une dose six fois plus forte n'avait pas d'action nuisible sur la végétation.

3° *Phénol et corps voisins.*

Le phénol, qu'il soit essayé sous forme de vapeurs ou sous forme de solution, produit toujours le brunissement des feuilles (2). Que les feuilles soient dures ou molles, elles brunissent bientôt ; seules, les feuilles fortement cuticularisées ne brunissent qu'après une action plus prolongée. Dans toutes les feuilles, une masse fine, granuleuse et brune se précipite dans le protoplasma, après qu'une forte plasmolyse s'est produite. La forme des chloroplastes est très changée, et il se précipite en leur masse de petits granules bruns qui n'arrivent cependant pas à masquer la coloration verte.

Toutes les plantes ne donnent pas les mêmes réactions sous l'action du phénol. En général, les dicotylédones brunissent complètement, les monocotylédones incomplètement. Oliver pense que le phénol agit suivant le même processus qui a été décrit pas E. Schunck et G. Brebner (3) dans l'action de l'aniline, c'est-à-dire que les dommages causés seraient en rapport avec la présence d'acides libres dans les cellules.

Les praticiens agricoles et horticoles savent d'ailleurs parfaitement que le phénol et les désinfectants qui en sont voisins sont nuisibles aux plantes (4). Une solution à 1 p. 100 de phénol est toxique pour les feuilles des arbres fruitiers. On l'utilise à la dose de 25 p. 100 pour détruire certaines plantes adventices qui envahissent les cultures. Le crésol, en solution à 2 p. 100, est nuisible aux feuilles de vigne et d'arbres fruitiers, mortel pour les jeunes pousses de vigne. Les créolines sont nuisibles à la dose de 1 p. 100, et très nuisibles à 2 p. 100 ; les lysols présentent la même toxicité que les créolines. Aussi tous ces

(1) Paul Cazeneuve, La lutte scientifique contre les calamités agricoles, *Rev. de viticulture*, **36**, 921, p. 153-160, 1911.

(2) Oliver, *loc. cit.* — Klemm, *Prinsgh, Jahrb.*, **28**, p. 671, 1895.

(3) E. Schunck et G. Brebner, *Annals of Botany*, 1892, **6**, p. 167.

(4) Emmanuel Bourcart, Les maladies des plantes. Leur traitement raisonné et efficace en agriculture et en horticulture, Paris, O. Doin, 1910.

corps ne sont-ils employés qu'avec la plus grande circonspection dans le traitement des maladies cryptogamiques.

4° *Carbures divers.*

D'après Klemm (1), la naphtaline, la benzine et la nitrobenzine agissent de la même manière que les solutions très diluées de phénol.

Nous avons vu également que, dans les expériences de M. Mirande, cet auteur a obtenu des effets nocifs avec des vapeurs de naphtaline et d'anthracène. Pure, la benzine a une action nuisible sur les plantes. Les vapeurs produisent des troubles dans la division cellulaire (2), mais ces troubles disparaissent lorsque la plante est remise dans une atmosphère pure. D'autre part, la benzine, incorporée à de la terre, ne se montrerait nuisible pour les végétaux qu'on y plante qu'à la dose de 5 centimètres cubes par litre de terre (3).

Quant à la naphtaline, les renseignements pratiques que l'on possède sur les dangers de son emploi en agriculture sont encore contradictoires.

En résumé, tous les constituants du goudron sont nocifs pour les végétaux, bien qu'il semble que les plus lourds aient une nocivité très atténuée.

C. — ASPHALTES ET BITUMES

L'étude de l'influence des vapeurs d'asphalte sur la végétation est encore, d'après Haselhoff et Lindau, peu avancée et les résultats qu'elle a donnés jusqu'ici présentent une certaine obscurité.

Dans les jardins, on a observé depuis longtemps, aux environs des fourneaux à asphalte, les mêmes dommages qu'au voisinage des fourneaux à goudron. H. Alten et W. Jannicke (4) ont vu se produire sur les feuilles de rosiers se trouvant au voisinage de chaudrons à asphalte, des taches noires. L'étude anatomique de ces taches montra que, seules, les cellules épidermiques

(1) Klemm, *Pringsh. Jahrb.*, **28**, p. 671, 1895.
(2) Blazek, *in* Bourcart, *loc. cit.*
(3) Bourcart, *loc. cit.*
(4) *Botanische Zeitung*, **49**, p. 195 et 649, 1891.

avaient été attaquées. Leur contenu était fortement contracté et il s'y formait des concrétions fortement colorées en noir. Les auteurs admirent que ces concrétions étaient composées de tanin. Ils admirent également que les vapeurs d'asphalte contenaient des sels de fer, provenant soit de l'asphalte lui-même, soit des vases, et que ces sels précipitaient le tanin dans les cellules. Il est à peine besoin de dire que cette dernière hypothèse était sans fondement.

M. Sorauer (1) expérimenta en serre sur des boutures bien enracinées dans du sable humide. La serre étant bien close, on y vaporisait de l'asphalte de diverses qualités, tel que celui qui est utilisé dans les rues de Berlin. L'expérience durait de une heure et demie à trois heures. L'effet n'était pas immédiat, mais se manifestait lorsque la plante, retirée de la serre, avait été placée deux jours dans un endroit ombragé. L'étude anatomique n'était effectuée que quelques semaines plus tard, lorsque la plante avait eu le temps de réagir.

Voici maintenant les résultats qui ont été obtenus. Chez le rosier (hybride de remontant) la face supérieure était ou complètement ou çà et là couverte de taches sombres. Dans quelques cas, les nervures seules étaient restées vertes, tout le reste de la feuille étant bruni. Le calice ou bouton était également bruni, et les fleurs ainsi attaquées n'arrivèrent pas à se développer. Lorsque l'action était moins prononcée, les feuilles prenaient simplement une teinte d'un vert plus sombre.

L'étude anatomique montra que la cuticule et le mésophylle étaient intacts. Seules, les cellules de l'épiderme étaient plasmolysées et présentaient des concrétions noires. Parfois les parois étaient également colorées en noir.

Les jeunes feuilles, non encore complètement développées, du châtaignier, réagirent d'une façon particulière. Elles avaient pris un aspect vallonné, les nervures formant le fond des vallonnements et le parenchyme internervial le sommet. Lorsque l'action avait été légère, elles étaient devenues noirâtres ou brunes, alors qu'une action plus violente les rendait sèches et

(1) P. Sorauer, Die Beschadigung der Vegetation durch Asphaltdämpfe *Zschr. für Pflanzenkrankheiten* **7**, 1, p. 10-20 et **7**, 2, p. 85-89, 1897-98.

cassantes. Chez les feuilles plus âgées, l'épiderme supérieur était devenu blanchâtre et croûteux.

Les cellules épidermiques montrèrent les mêmes désordres que celles du rosier et le parenchyme des feuilles mourut. Chez l'*Ampelopsis quinquefolia* (Vigne vierge), Sorauer a observé des dommages semblables à ceux qui avaient été constatés chez le rosier. Cette plante présente cependant une particularité. Souvent les parties attaquées par les vapeurs se trouvent isolées des parties restées saines par une néoformation de liège.

Chez la vigne, on constate que les dommages s'étendent non seulement aux cellules de l'épiderme, mais encore à celles qui avoisinent les stomates.

Le lierre donna lieu à une observation très intéressante. Les feuilles qui étaient en voie de développement au moment où l'expérience eut lieu restèrent notablement plus petites que les feuilles normales. Celles qui se développèrent ensuite, sur le même rameau, atteignirent au contraire la grosseur normale.

Le *Pæonia herbacea* et le *Pæonia arborea* furent extraordinairement affectés par les vapeurs d'asphalte, dans les expériences de Sorauer. Ici, toute l'épaisseur de la feuille fut attaquée avec précipitation de tanin dans toutes les cellules. Les membranes elles-mêmes avaient pris une coloration brune. Les jeunes feuilles de poirier furent attaquées dans le bourgeon.

Chez le *Phlox decussata*, les dégâts causés par la vapeur ne se montrèrent que quelques semaines après l'expérience. Les feuilles et les tiges furent attaquées. Les feuilles étaient déformées et, dans tous les points attaqués, qui étaient visibles à leur coloration noire, il y avait mise en liberté de tanin dans l'intérieur des cellules. Enfin, certaines des parties attaquées s'isolèrent par une couche de liège.

M. Sorauer cite encore un très grand nombre d'autres plantes qui sont attaquées par les vapeurs d'asphalte.

En résumé, cette action se traduit le plus généralement par la production de taches brunes, suivie du desséchement et de la mort des feuilles. Les boutons, les bourgeons et les tiges sont également attaqués. Au point de vue anatomique, ce sont principalement les cellules épidermiques qui sont affectées.

Elles sont plasmolysées, leur contenu noircit par suite de la mise en liberté de tanin. Parfois les parties atteintes s'isolent par suite d'une néoformation de liège. Enfin, dans certains cas, on a pu observer des modifications dans les dimensions ou dans la forme des organes atteints.

Haselhoff et Lindau ont repris les expériences de Sorauer, mais n'ont pas observé des actions aussi violentes que celles qui avaient été décrites par cet expérimentateur.

Ils ont mis en évidence, cependant, un point très important. Certaines plantes, comme le mélèze, n'ont présenté, à l'œil nu, aucun dommage à la suite de leur exposition aux vapeurs d'asphalte. Mais l'observation microscopique montra que les cellules de leurs aiguilles étaient plasmolysées et que le contenu cellulaire avait été désorganisé, avec formation de gouttelettes d'huile.

Enfin, il est bien certain que le fer ne joue aucun rôle dans la précipitation du tanin qui est due, en réalité, à l'action même des vapeurs des constituants de l'asphalte.

CHAPITRE III

RÉSULTATS NOUVEAUX : OBSERVATIONS ET EXPÉRIENCES

A. — BUT DES RECHERCHES

Les travaux que nous avons résumés au cours du chapitre précédent nous enseignent surtout que, dans des conditions particulièrement sévères, les vapeurs émises par les divers constituants du goudron et par le goudron lui-même sont très nuisibles à la plupart des végétaux. Les vapeurs d'asphalte seraient également nuisibles. De plus, les recherches de ces auteurs nous ont renseignés, d'une façon très complète, sur l'action morphologique et histologique produite par les vapeurs goudronneuses, dans les conditions de leurs expériences.

Les expériences de jardin, faites sur l'action des vapeurs, les constatations faites par M. Forestier semblent montrer que, dans la pratique, ces vapeurs causent véritablement des dommages aux plantes garnissant les corbeilles qui ornent les voies goudronnées. En ce qui concerne les poussières, les expériences de M. Griffon démontrent nettement qu'elles peuvent nuire au feuillage des plantes molles situées au voisinage des voies goudronnées, et en particulier des *Pelargonium*, sans d'ailleurs que l'on puisse savoir si ces poussières agissent *par action directe* ou *par les vapeurs qu'elles dégagent*, ainsi que le pense M. Mirande.

Bref, tous ces travaux laissent subsister, tant au point de vue théorique qu'au point de vue pratique, de nombreuses lacunes que les observations et expériences qui vont être décrites ont pour but de combler en partie.

J'ai effectué quelques-unes de ces recherches en qualité de secrétaire technique de la sous-commission du goudronnage, et je les ai complétées par des observations et expériences personnelles.

B. — OBSERVATIONS

1° *Avenue du Bois-de-Boulogne.*

Nous avons déjà dit que, dès 1908, M. Forestier signala l'influence du goudron sur les arbres de l'avenue du Bois-de-Boulogne et qu'il revint sur cette question au Congrès de la Route, en 1910. Ce cri d'alarme eut un écho dans l'*Illustration* du 20 juillet 1910. M. Honoré y publia une série de clichés représentant des rameaux d'arbres cueillis, d'une part, avenue du Bois, le long de la chaussée goudronnée et, d'autre part, au Bois ou avenue du Bois, mais loin du goudron. La comparaison de ces rameaux (Érable plane, Sycomore, Marronnier, Catalpa, Ginkgo) mettait en évidence l'influence du goudron.

Dès l'époque de sa réunion, la Commission a été appelée à faire des constatations avenue du Bois, et, d'autre part, ses membres ont reçu des échantillons provenant des arbres qui bordent cette avenue. Voici, espèce par espèce, les remarques qu'il convient de faire à ce sujet.

Les constatations faites le 2 juin par la Commission ont été résumées ainsi dans les conclusions du rapport. Un certain nombre d'arbres présentent des lésions, d'autres sont en bon état.

Espèces paraissant être très sensibles au goudron :

Catalpa, Érables planes, Érables Sycomores, Negundo, Pavia, Marronniers, Tilleuls, Noyers, *Gymnocladus canadensis*...

Espèces paraissant résistantes :

Platane, Orme, Troène, Sophora...

En ce qui concerne les marronniers, les feuilles les plus âgées présentant des lésions du parenchyme et une subérification de leurs pétioles, ont été atteintes par les gelées tardives, mais les feuilles plus jeunes, poussées depuis les gelées, commencent à brunir entre les nervures et à subérifier leurs pétioles...

Mais d'autre part les échantillons envoyés à tous les membres de la Commission en juin 1911, par les soins de M. Vigoureux, ont permis de se rendre compte que des lésions existaient sur les feuilles des arbres suivants :

Sophora.....	Les folioles ont une tendance à se courber. Il s'y produit de petites cupules dont le fond noircit.

Ginkgo.....	Les feuilles restent extrêmement petites et jaunissent par leurs bords.
Paulownia..... ..	Quelques feuilles sont légèrement gaufrées, beaucoup présentent des traces de brunissure.
Hêtre pourpre.....	Les feuilles, recroquevillées en cuiller, sont brunies, avec production d'une sorte de laquage à leur surface.
Magnolia acuminata...	Les feuilles sont complètement brunies, le mésophylle est boursouflé en dessus.
Pavia lutea.....	Jeunes feuilles brunies à partir des bords. Il se forme du liège sur les pétioles.
Sycomore.....	Les feuilles sont grillées, jaunies, perforées, recroquevillées sur leurs bords.
Ailantus glandulosa...	Les feuilles présentent de nombreuses gaufrures dont le fond est noirci, parfois perforé.
Alnus.....	Feuilles désséchées sur les bords et présentant de légères gaufrures dont le fond est bruni.
Mûrier à papier.....	Les jeunes feuilles sont recourbées en forme de cuiller.
Catalpa.....	Les jeunes feuilles sont brunies. Le limbe est brûlé et gaufré, parfois même perforé.
Gleditschia.....	Les folioles sont légèrement gaufrées et brunies.
Sorbier hybride.....	Les feuilles sont gaufrées et brunies entre les nervures.
Populus Bolleana.....	Les jeunes feuilles sont brunies et recroquevillées. Les feuilles plus âgées présentent des taches de brunissure.
Frêne doré.....	Certaines folioles sont brunies le long des nervures, et dans de petites gaufrures remplies de poussière.
Orme.....	Chez les jeunes feuilles, la partie du limbe comprise entre les nervures brunit et les bords de la feuille s'enroulent vers la face supérieure.
Peuplier d'Italie.....	Les feuilles sont attaquées par leurs bords, qui sèchent et jaunissent, puis noircissent. Taches brunes dans le limbe, entre les nervures.
Marronnier.....	Les diverses espèces présentent des lésions qui ont été décrites plus haut.
Tilleuls divers.....	Les feuilles sont tiquetées de jaune.
Platanus orientalis....	Les feuilles paraissent résister, bien qu'elles présentent des taches jaunes le long des nervures.

Les taches rougeâtres qui se produisent sur les pétioles sont bien dues, ainsi que j'ai pu le constater sur des coupes faites dans des feuilles de Sycomore et de Marronnier, à la formation d'assises de liège.

Enfin j'ai pu effectuer personnellement quelques constatations. Le 25 juillet j'ai remarqué que les *Sophora* voisins de la porte Dauphine, qui semblaient intacts au mois de juin, présentaient des taches sur leurs feuilles.

L'orme, qui avait paru plus résistant, montrait également des feuilles tachées.

En outre, en étudiant, les 25 août, 26 septembre et 1er octobre, les pousses d'automne, il m'a été possible de faire quelques remarques intéressantes. Je pensais que ces pousses, moins tendres, devaient être moins atteintes en raison de leur consistance et aussi à cause des conditions de température et surtout de circulation, moins favorables à l'action des poussières.

Elles ont été, en effet, moins attaquées, mais attaquées cependant.

Negundo placé face au Pavillon Chinois. — Cet arbre avait complètement perdu ses feuilles de printemps.

Il a redonné cependant des pousses automnales. Quelques-unes étaient belles le 25 août, mais d'autres présentaient de nombreuses tiquetures jaunes. Le 1er octobre, beaucoup d'autres présentent un aspect laqué ou rouillé. Certaines sont recroquevillées et perforées.

Marronnier rouge. — Le 25 août, les pousses d'automne, qui venaient de se développer, étaient intactes. Le 26 septembre, leurs feuilles sont recroquevillées, le limbe est roussi entre les nervures et souvent même gaufré et recroquevillé.

Il en est de même des pousses d'automne de Marronnier blanc. Enfin les feuilles d'automne de Sycomore sont atteintes, mais moins que celles de printemps, et celles de Tilleul de Hollande présentent des tiquetures jaunes.

La Commission a été d'avis qu'il est impossible de caractériser la nature des lésions dues au goudron. Il serait donc impossible d'affirmer d'une façon catégorique que le dépérissement des arbres de l'avenue est dû au goudronnage si un certain nombre de faits ne venaient nous le faire présumer.

Ce sont, tout d'abord, les observations du Conservateur du Bois et des jardiniers qui sont d'accord pour reconnaître que les feuilles ne présentent les lésions que nous avons décrites plus haut que depuis que l'on goudronne.

C'est, en second lieu, l'abondance de la poussière goudronneuse que l'on trouve sur les feuilles des arbres de l'avenue, et nous verrons bientôt que cette poussière est très nuisible aux arbres.

Enfin, c'est la statistique suivante, qui nous donne, depuis 1898, le nombre et la nature des arbres qui ont été abattus avenue du Bois.

SERVICE TECHNIQUE DES PROMENADES
Secteur Ouest.

AVENUE DU BOIS-DE-BOULOGNE

Statistique des arbres abattus du 1er janvier 1898 au 31 décembre 1910.

Nombre.		Circonférence. — Mètres.
	Année 1898.	
1	Hippophae rhamnoides	0,68
1	Acer pseudo-platanus	0,83
1	Acer rubrum	0,60
1	Robinia pseudo-acacia	0,70
1	Pinus Austriaca	0,58
1	Ailanthus japonicus	1,53
1	Marronnier blanc	1,80
	Année 1899.	
1	Paulownia	1,30
	Année 1900.	
	Néant.	
	Année 1901.	
7	Tilleuls 4 de 0,80 et 3 de	0,50
1	Peuplier d'Italie	3,50
	Année 1902.	
1	Peuplier blanc	1,50
1	Peuplier d'Italie	3,20
1	Sorbier (petit)	
	Année 1903.	
1	Ailanthus	1,20
1	—	1,80
1	Abies excelsa	1,55

Nombre.		Circonférence. Mètres.
	Année 1904.	
1	Paulownia imperialis	1,45
1	Frêne	1,65
1	Sorbus aucuparia	1, »
	Année 1905.	
1	Paulownia imperialis	1,50
	Année 1906.	
	Néant.	
	Année 1907.	
1	Vernis du Japon	1,40
2	Gleditschia	1 et 1,30
	Année 1908.	
1	Mûrier blanc	1,30
2	Érables Sycomores	0,70 et 0,85
1	Marronnier blanc	0,80
	Année 1909.	
1	Peuplier d'Italie	2,65
1	— blanc	2,50 et 2,10
2	Gleditschia	1,10 et 0,90
1	Abîes pinsapo	0,95
1	Acacia	1,10
1	Fraxinus aurea	0,65
1	Paulownia	1,35
4	Juglans laciniata	0,85 à 0,98
1	Alnus laciniata	0,75
2	Ailanthus japonicus	1 et 1,10
1	Sorbus aucuparia	0,78
1	Populus canescens	1,10
1	Acer platanoides	0,47
1	Ulmus sinensis	0,67
1	Betula alba	0,32
1	Populus Ontariensis	1,62
1	Érable Negundo	2,40
	Année 1910.	
4	Juglans laciniata	0,85 à 1,27
1	Alnus laciniata	0,75
2	Ailanthus japonicus	1 et 1,10
1	Sorbus aucuparia	0,78
1	Populus canescens	1,10
1	Acer platanoides	0,47
1	Ulmus sinensis	0,67
1	Betula alba	0,32
1	Populus Ontariensis	1,62
1	Érable Negundo	2,40

Nombre.		Circonférence — Mètres.
	Arbres dont l'abatage est demandé.	
	Année 1911.	
10	Érables planes	0,65 à 1, »
1	Mûrier blanc	1,48
3	Gymnocladus	0,75 à 1 »
1	Tilleul sylvestre	1,15
1	Malus	0,61
2	Gleditschia	0,30 et 0,82
1	Aulne	0,30
1	Sorbier	0,90
1	Peuplier d'Italie	3,75
1	—	3,25
1	Sequoia	0,70
1	Orme de Chine	0,85
1	Noyer lacinié	0,95

Le Conservateur :
FORESTIER.

Le petit tableau ci-dessous résume ce document.

Année	1898	7 arbres.
—	1899	1 —
—	1900	0 —
—	1901	8 —
—	1902	3 —
—	1903	3 —
—	1904	3 —
—	1905	1 —
—	1906	0 —
	Premier goudronnage.	
—	1907	3 —
—	1908	4 —
—	1909	23 —
—	1910	14 —
—	1911	25 —

Le premier goudronnage ayant été pratiqué en 1906-1907, le nombre des arbres à abattre est passé, deux ans après, d'une moyenne de 3 à une moyenne de 20.

Les arbres, ainsi que l'a fait fort judicieusement remarquer M. FORESTIER, résistent un certain temps : le goudron ne les tue pas de suite, mais ils finissent par dépérir lorsqu'on les soumet, pendant plusieurs années, à l'influence des vapeurs et des poussières goudronneuses.

2° *Bois de Boulogne.*

Au Bois de Boulogne, quatre allées goudronnées ont été observées par la Commission et par moi-même : l'allée des Fortifications, l'allée de Bagatelle, la route des Sablons et l'allée de Longchamp.

Allée des Fortifications. — Cette allée est goudronnée, mais très ombragée et relativement peu fréquentée.

Les érables et les marronniers y sont beaux, surtout d'un côté.

Allée de Bagatelle. — Cette allée est garnie de beaux arbres, mais elle est très ombragée et peu fréquentée.

Route des Sablons a la Porte Dauphine. — La route des Sablons est plantée de *Catalpa*. Elle est goudronnée depuis la porte Dauphine jusqu'à l'allée de Longchamp, et ensuite non goudronnée. L'aspect des *Catalpa*, qui bordent ces deux portions de la route est resté bien différent pendant toute la saison.

Dès le 23 juin on remarquait que les feuilles des arbres bordant la partie goudronnée paraissaient plus petites ; elles étaient fréquemment recroquevillées et tachées, brunies sur leurs bords, et souvent même déchiquetées. Le limbe de ces feuilles présentait en outre, à la face supérieure, de nombreux petits cratères remplis de poussière, qui leur donnaient un aspect gaufré.

Enfin, si l'on considérait les arbres dans leur ensemble, on remarquait que leurs feuilles ne paraissent pas se recouvrir les unes les autres, de sorte que l'on pouvait apercevoir les branchages de l'arbre.

Dans la partie non goudronnée, au contraire, les feuilles étaient plus grandes, elles étaient saines, se recouvraient les unes les autres et cachaient complètement le squelette de l'arbre.

Les feuilles de la partie goudronnée, en outre, étaient abondamment recouvertes de poussière goudronneuse.

Les mêmes observations ont pu être refaites le 25 août et le 26 septembre. Il était intéressant d'effectuer, sur des rameaux comparables d'arbres normaux et d'arbres des régions goudronnées, des mesures biométriques. Voici quels ont été les résultats obtenus (rameaux récoltés à la fin de juin).

1° *Nombre de feuilles par pousse de l'année* (1).

RAMEAU NORMAL.		RAMEAU GOUDRONNÉ.	
15		12	
14		11	
12		8	
15		14	
Moyenne.....	**13**	Moyenne.....	**11**
Nombre le plus grand..	15	Nombre le plus grand..	14
— petit...	12	— petit...	8

2° *Longueur des feuilles.*

Toutes les feuilles des branches que j'avais entre les mains ont été mesurées, mais dans ces mesures, on a omis à dessein, sur chaque rameau, les jeunes feuilles formant les deux rosettes les plus récentes. Enfin on a mesuré la longueur totale de la feuille, et la longueur du limbe.

LONGUEUR EN MILLIMÈTRES							
de la feuille.		du limbe.		de la feuille.		du limbe.	
Plante normale.				*Plante goudronnée.*			
195	165	145	135	150	160	90	105
130	155	110	170	165	95	110	65
150	245	120	195	190	120	130	80
240	280	160	140	150	140	100	100
270	200	190	175	160	165	110	115
240	185	170	140	135	225	90	165
180	265	140	125	145	125	95	90
120	180	105	120	130	145	90	105
210	285	160	170		160		105
240	230	160	190				
170	165	130	150				
250	270	160	200				
Moyenne..	**209**	Moyenne..	**151**	Moyenne..	**146**	Moyenne..	**100**
Feuille la plus longue..	285	Limbe le plus long....	200	Feuille la plus longue..	225	Limbe le plus long....	130
Feuille la plus courte..	120	Limbe le plus court...	105	Feuille la plus courte..	95	Limbe le plus court...	65

(1) Pour faire ce calcul, on a compté le nombre de feuilles existant réellement, mais non les cicatrices des feuilles tombées.

3° *Largeur des feuilles en millimètres.*

Les mêmes feuilles ont été mesurées au droit de la partie la plus élargie du limbe.

RAMEAU NORMAL.				RAMEAU GOUDRONNÉ.			
65	130	105	110	85	100	105	90
100	110	60	130	100	90	125	110
60	95	100	110	65	100	100	65
115	65	130	145	70	120	90	40
85	100	120		115			
125	65	85					
145	85	95					
Moyenne			**102**	Moyenne			**93**
Feuille la plus large...			145	Feuille la plus large...			125
— étroite..			60	— étroite..			40

Enfin nous avons détaché, sur une branche saine d'une part, et, d'autre part, sur une branche ayant subi l'action du goudron, une pousse de l'année.

La mesure de la surface foliaire totale de chacun de ces deux rameaux, effectuée sur un papier quadrillé au millimètre, a donné les résultats suivants :

Plante normale.	Plante goudronnée
—	—
Cent. carrés.	Cent. carrés.
956,36	495,76

L'ensemble des résultats des mesures biométriques concernant le *Catalpa* a été consigné dans le tableau suivant (les chiffres entre crochets indiquent le nombre de mesures effectuées pour établir la moyenne).

	PLANTES NORMALES.	PLANTES GOUDRONNÉES.
Nombre de feuilles sur une pousse de l'année.....	13 [4]	11 [4]
Longueur totale des feuilles en millimètres	209 [24]	146 [17]
Longueur du limbe en millimètres ...	151 [24]	100 [17]
Largeur du limbe en millimètres.....	102 [25]	93 [17]
Surface foliaire d'un rameau de l'année en cent. carrés.....	956,4	495,7

On a encore remarqué que la longueur des pousses d'une année est beaucoup plus petite pour les arbres ayant subi l'influence du goudron que pour les arbres normaux.

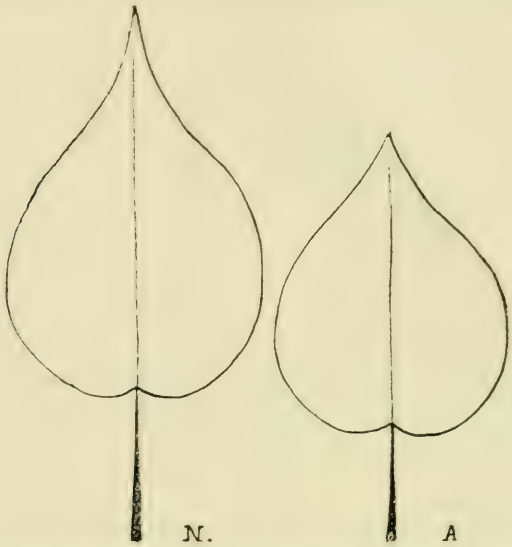


Fig. 1. — *Catalpa bignonioides* Walt. Schémas, exécutés d'après la moyenne des mesures biométriques, d'une feuille normale (N) et d'une feuille attaquée par la poussière du goudron. 1/3 gr. nat.

Les moyennes consignées dans le tableau ci-dessus ont en outre permis de construire le schéma ci-dessus, qui représente en N la feuille de *Catalpa* normale moyenne et en A la feuille de *Catalpa* attaquée moyenne.

Il était également intéressant de faire l'étude anatomique comparative des rameaux sains et de ceux qui ont subi l'action du goudron. Voici quels ont été les principaux résultats d'observations effectuées sur des branches cueillies le 1er juillet.

a. *Base du rameau de l'année.* — Dans l'ensemble, on remarque tout de suite que le rameau normal est d'un diamètre beaucoup plus grand que le rameau qui a subi l'action du goudron. Ceci est visible sur les schémas des figures 2 et 3, dessinés à la chambre claire et avec le même grossissement. On a l'impression, en considérant ces schémas, que le rameau goudronné est observé à un grossissement plus petit que le rameau normal. Mais la réduction de diamètre porte surtout sur le cylindre central, les

diamètres des deux écorces différant dans des proportions

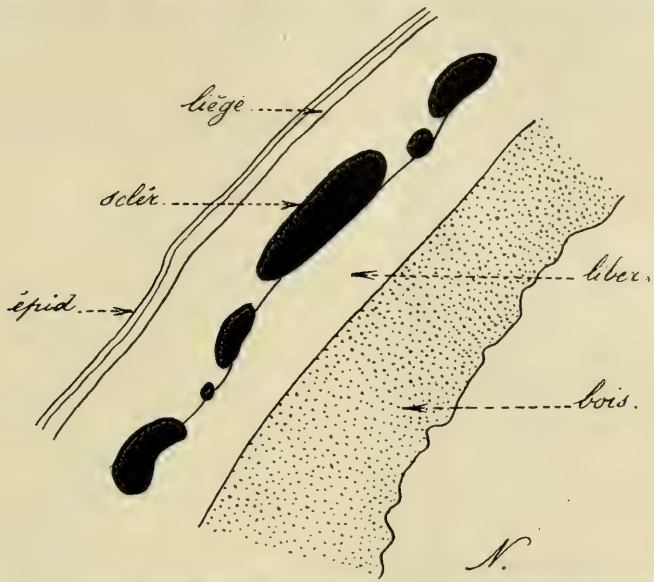


Fig. 2. — *Catalpa bignonioides* Walt. Schéma d'une coupe transversale à la base d'une pousse de l'année (Rameau normal). Gr. : 83.

bien moindres. Il y a également des différences à noter dans

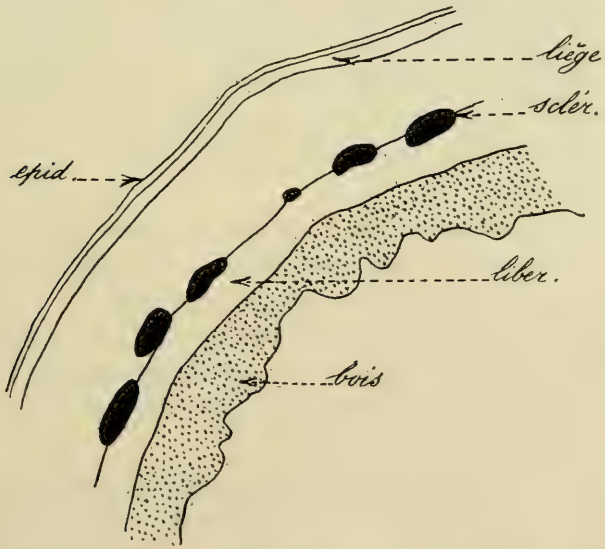


Fig. 3. — *Catalpa bignonioides* Walt. Schéma d'une coupe transversale à la base d'une pousse de l'année (Rameau d'un arbre ayant subi l'action du goudron). Gr. : 83.

la forme, la grandeur, le nombre et la disposition des cellules.

Les épidermes sont semblables mais, par contre, le liège sous-épidermique est beaucoup plus développé chez la plante qui a subi l'action du goudron. Il se produit là une réaction du végétal (fig. 4).

Les parenchymes corticaux sont semblables en disposition et

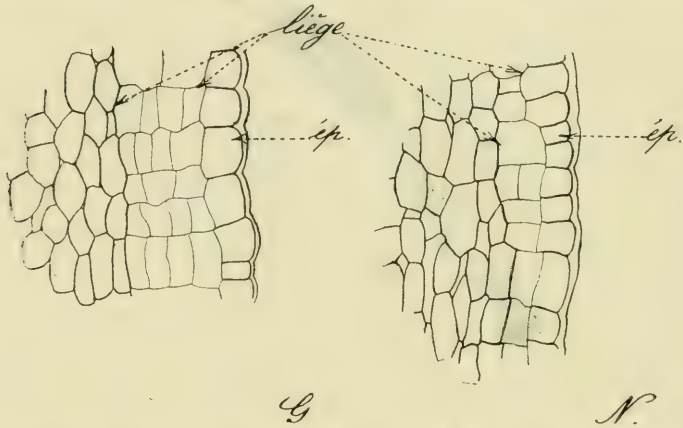


Fig. 4. — *Catalpe bignonioides* Walt. Coupe transversale à la périphérie de pousses de l'année. *G.* rameau goudronné, *N.* rameau normal, *ep.* épiderme. Gr. : 309.

en épaisseur. L'endoderme, bien marqué dans les rameaux normaux au niveau des paquets de sclérenchyme péricyclique, ne présente aucune différenciation dans les rameaux goudronnés. Il est formé de cellules qui sont de même taille que celles du parenchyme cortical, au lieu d'être plus grandes comme dans le rameau sain.

Le cylindre central est de dimensions beaucoup plus petites dans le rameau goudronné que dans le rameau sain. L'assise génératrice y est moins active, ce qui se manifeste en ce qu'elle offre des cloisonnements moins abondants. L'épaisseur du tissu conducteur est beaucoup moindre, et les rayons médullaires à peine marqués. Enfin les cellules de la moelle sont de dimensions plus restreintes (fig. 5).

La figure ci-contre montre le système ligneux de la base d'un rameau goudronné comparé à celui de la base d'un rameau sain. En plus, et cette observation me paraît des plus importantes, j'ai constaté, sur des rameaux cueillis à l'automne (1er oct. 1911), qu'alors que les rameaux sains de l'année sont

très riches en grains d'amidon, les rameaux qui ont subi l'action du goudron en sont presque totalement dépourvus.

b. *Hampe florale.* — Le diamètre des hampes florales est

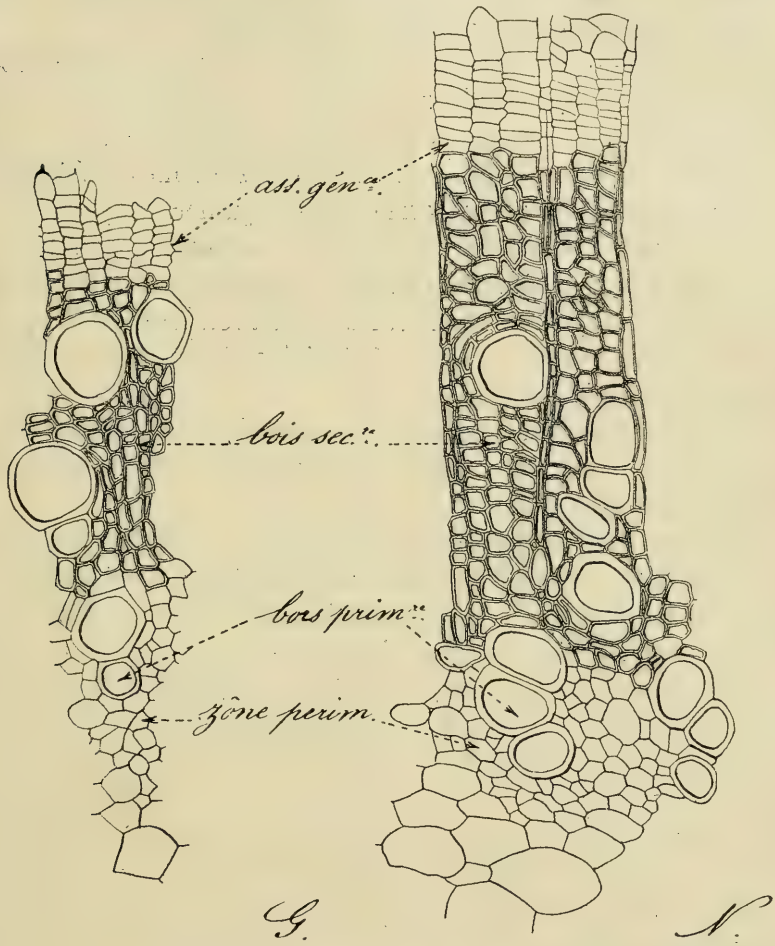


Fig. 5. — *Catalpa bignonioides* Walt. Coupe transversale dans le cylindre central de pousses de l'année. *G.* rameau goudronné, *N.* rameau normal. Gr. : 209.

sensiblement le même pour les arbres goudronnés que pour les arbres non goudronnés. Mais un certain nombre de particularités distinguent les plantes qui ont subi l'action du goudron.

La plus intéressante est la formation, en certains points seulement du pourtour de la hampe, de plusieurs assises de liège. Ici, comme dans le cas des tiges, il y a donc une subéri-

fication hâtive de l'assise sous-épidermique. Les hampes normales ne présentent, en effet, aucune subérification. Enfin l'appareil conducteur est également plus réduit chez l'arbre goudronné que chez l'arbre sain, et l'assise génératrice y présente des cloisonnements moins nombreux.

c. *Feuille.* — Les feuilles n'ont pas paru présenter de différences anatomiques notables.

Par contre, des rameaux de l'année, récoltés le 1er octobre et étudiés au microscope, ont montré les mêmes différences anatomiques que les rameaux récoltés en juillet.

En résumé, les rameaux ayant subi l'action du goudron se distinguent par la réduction de leur diamètre, portant surtout sur le cylindre central, et de leur appareil conducteur, la moins grande activité de leur assise génératrice et la formation hâtive de liège sous-épidermique.

Enfin, les rameaux qui ont subi l'action du goudron n'arrivent pas à accumuler, dans leurs tissus, une quantité convenable d'amidon de réserve.

Allée de Longchamp (Allée des Acacias). — L'allée de Longchamp est goudronnée entre la route des Sablons et l'allée de la Reine-Marguerite. Ses autres parties ne sont pas goudronnées. Elle est plantée d'acacias (*Robinia pseudo-acacia* L.) et de quelques exemplaires du même arbre, variété *monophylla*. Ces arbres sont en très bel état dans les parties non goudronnées : il en est de même des arbres qui se trouvent en bordure des massifs voisins du Bois et qui appartiennent à diverses essences : *Acer platanoides* L. (érable plane), *Acer Pseudo-platanus* L. (érable sycomore), *Quercus pedunculata* L. (chêne), *Æsculus carnea* Willd (marronnier rouge), *Æsculus hippocastanum* L. (marronnier blanc).

Tous ces arbres sont particulièrement beaux entre la Cascade et l'allée de la Reine-Marguerite, mais, lorsqu'on passe à la partie goudronnée en traversant l'allée de la Reine-Marguerite, on observe une différence brusque dans l'allure des acacias et des arbres en bordure du Bois. Les folioles des acacias sont petites, peu nombreuses, beaucoup sont recroquevillées; un grand nombre manquent, et enfin les arbres ont beaucoup de branches mortes.

Des constatations analogues ont pu être faites, pendant toute la saison d'été, non seulement sur ces acacias, mais encore sur les essences diverses se trouvant en bordure des massifs du Bois. Enfin il a été nettement constaté que les branches hautes ont beaucoup moins souffert que les branches basses, et que ces dernières étaient recouvertes de poussière goudronneuse.

J'ai effectué, sur des rameaux détachés à la fin de juin de ces divers arbres, des mesures biométriques comparatives dont les résultats sont consignés ci-dessous.

Robinia pseudo-acacia. — Les rameaux provenant de la partie goudronnée se distinguent de suite. Les feuilles sont courtes, rabougries, beaucoup des folioles sont tombées, et celles qui restent sont de très petite taille. Quelques feuilles sont réduites à leur nervure principale.

Les folioles des basses branches des arbres de la région goudronnée sont recroquevillées en cuiller, la nervure médiane de chaque foliole est devenue courbe.

En automne (1er octobre), il semble bien que les arbres de la région goudronnée aient repris un peu de vigueur, mais néanmoins un simple examen permet de distinguer les deux sortes d'arbres.

1° Nombre de feuilles par pousse de l'année.

RAMEAUX NORMAUX.			RAMEAUX GOUDRONNÉS. Branches hautes.			RAMEAUX GOUDRONNÉS. Branches basses.		
4	2	4	2	5	4	4	1	0
3	5	4	4	4	6	0	0	1
3	7	3	4	3	2	0	6	0
6	7		3	7	2	3	4	7
			2	1	4	1	2	6
			4			0	2	
Moyenne.. 4,4			Moyenne.. 3,6			Moyenne.. 2,2		
Nombre le plus grand..... 7			Nombre le plus grand..... 7			Nombre le plus grand 7		
Nombre le plus petit..... 2			Nombre le plus petit..... 2			Nombre le plus petit..... 0		

2° *Longueur totale des feuilles en millimètres.*

ARBRES NORMAUX.		ARBRES GOUDRONNÉS. Partie haute.		ARBRES GOUDRONNÉS. Partie basse.	
270	260	130	130	145	135
270	255	125	115	150	170
265	295	130	170	160	160
195	220	135	200	155	155
205	115	150	170	115	180
290	180	180	90	150	165
290	265	140	85	165	170
200	270	110	150	110	160
280	270	180	100	80	150
295	310	180	155	180	150
		150			
Moyenne.. **250**		Moyenne.. **147**		Moyenne.. **144**	
Feuille la plus grande . 295		Feuille la plus grande.. 200		Feuille la plus grande.. 180	
Feuille la plus petite... 115		Feuille la plus petite... 85		Feuille la plus petite... 80	

3° *Nombre de folioles par feuille.*

ARBRES NORMAUX.				ARBRES GOUDRONNÉS. Partie haute.				ARBRES GOUDRONNÉS. Partie basse.					
7	19	19	3	11	18	19	15	11	13	5	23	0	0
16	23	16	19	15	18	19	16	9	10	7	6	17	21
5	21	16	22	19	2	19	3	5	7	9	9	19	0
20	21	18	21	12	17	15	17	22	6	17	22	3	21
21	20	20	9	8	20	14	11	12	5	17	5	2	15
19	4	4	20	14	7	6	19	6	7	12	5	8	8
19	17	8	18	17	18	18	13	22	11	11	0	0	12
20	21	21	13	22	9	19	3	0	0	0	12	7	8
10	20	19	15	14	15	15	8	8	9	19	0	3	18
20	13	22	17	20	14	19	18	0	0	18	21	9	23
19	7	22	11	1				0	0	4	8	5	4
3								0					
Moyenne.. **16,2**				Moyenne... **14**				Moyenne... **9,2**					
Nombre le plus grand..... 23				Nombre le plus grand.... 22				Nombre le plus grand..... 23					
Nombre le plus petit..... 3				Nombre le plus petit..... 1				Nombre le plus petit..... 0					

4° *Longueur du limbe des folioles en millimètres.*

ARBRES NORMAUX.					ARBRES GOUDRONNÉS. Branches hautes.			ARBRES GOUDRONNÉS. Branches basses.	
50	50	49	45	42	23	25	23	16	18
30	52	45	44	38	23	22	26	16	18
30	55	47	38	48	26	8	25	16	10
45	33	35	49	40	25	20	23	10	20
42	35	40	47	40	25	22	13	11	17
34	50	49	41	47	20	23	19	16	21
56	30	33	52	39	18	26	25	15	17
50	45	50	40	52	21	25	25	15	15
40	55	50	50	52	25	18	25	13	10
50	35	32	53	44	29				
33	50	52	37	30					
55	53	50	45	45					
55	48	35	45						
Moyenne..... 44					Moyenne.. 22			Moyenne.. 15	
Foliole la plus longue. 56					Foliole la plus longue.. 29			Foliole la plus longue.. 21	
— courte. 30					Foliole la plus courte.. 8			Foliole la plus courte.. 10	

5° *Largeur du limbe des folioles en millimètres.*

ARBRES NORMAUX.						ARBRES GOUDRONNÉS. Partie haute.			ARBRES GOUDRONNÉS. Partie basse.	
20	23	20	20	22	25	15	13	16	9	10
19	22	25	24	19	27	15	14	8	10	9
21	20	20	25	18	22	15	13	12	12	5
24	19	22	25	22	24	14	12	12	7	11
23	21	19	18	16	16	13	14	6	7	10
14	19	20	21	23	25	6	13	14	9	10
25	25	26	19	32	25	13	13	15	9	10
25	25	25	29	24	28	14	15	15	8	7
29	26	26	23	20	19	14	15	15	7	4
15	23	19	20	20	24	16	14	14		
25	20	26	27	20		11	12	10		
Moyenne..... 23						Moyenne.. 13			Moyenne... 8	
Foliole la plus large.... 32						Foliole la plus large... 16			Foliole la plus large... 12	
— étroite... 14						Foliole la plus étroite.. 6			Foliole la plus étroite... 4	

Des mesures ont été effectuées également sur des pousses

d'automne, récoltées le 29 septembre, et qui ont été soumises à des conditions de température et surtout de circulation moins dangereuses pour elles.

Les chiffres fournis par ces mesures sont donnés dans les tableaux ci-dessous :

1° Longueur de la pousse en millimètres.

Rameau normal.		Rameau goudronné.	
120	170	102	40
Moyenne.	**145**	Moyenne..	**71**

2° Nombre de feuilles par pousse d'automne.

Rameau normal.		Rameau goudronné.	
15	6	14	5
Moyenne..	**10**	Moyenne...	**9**

3° Nombre de folioles par feuille.

RAMEAU NORMAL.				RAMEAU GOUDRONNÉ.		
9	14	18	9	7	13	10
8	15	8	16	11	15	11
13	11	17	19	7	15	9
11	17	17	15	16	15	13
10	13	15	17	19	2	
14						
Moyenne.....			**14**	Moyenne.....		**12**
Nombre le plus grand...			19	Nombre le plus grand...		19
— petit. ..			8	— petit....		2

4° Longueur totale des feuilles en millimètres.

RAMEAU NORMAL.			RAMEAU GOUDRONNÉ.		
132	120	130	112	82	100
130	125	175	70	32	70
160	135	170	72	80	50
140	110	190	120	90	120
155	155	175	88	72	112
178	130	160	90		85
135	120	135	80		
70	150				
Moyenne.....		**143**	Moyenne.....		**87**
Longueur la plus grande.		190	Longueur la plus grande.		120
— petite..		70	— petite..		32

5° *Longueur des folioles en millimètres.*

RAMEAU NORMAL.								RAMEAU GOUDRONNÉ.						
10	7	20	28	22	20	25	43	11	18	12	20	25	16	23
18	15	20	30	20	21	28	40	20	16	8	12	23	16	20
22	15	13	15	17	20	25	41	18	19	5	13	20	15	17
21	13	11	23	17	20	15	42	19	17	8	5	22	17	13
25	15	11	17	10	15	20	36	18	15	11	4	21	16	9
20	14	14	12	12	17	17	35	20	11	12	7	20	17	
18	8	14	20	10	20	20	41	18	8	11	13	15	18	
18	16	19	22	10	23	15	42	17	6	10	11	11	22	
17	18	20	16	12	25	20	42	11	11	10	11	11	10	
24	18	23	18	12	25	26	44	17	10	17	10	12	15	
22	20	22	20	17	25	23	28	18	11	12	20	15	14	
23	20	20	17	5	27	23	30	20	14	15	23	18	15	
17	24	16	15	12	25	28	36	19	12	18	25	15	15	
10	22	9	19	10	22	15	37	15	12	17	24	13	18	
15	20	20	20	20	20	22	37	15	15	10	25	11	9	
18	21	15	22	20	10	32	35	12	14	12	23	20	15	
20	20	22	21	23	20	30	35	18	12	12	25	22	15	
21	22	24	23	23	23	32	33	17	13	10	25	20	10	
20	11	22	24	22	28	30	32	13	13	10	22	22	9	
20	21	22	10	20	26	30	33	10	11	10	20	23	17	
20	17	7	20	19	22	32	34	11	14	14	13	21	20	
5	17	15	16	20	27	30	35	13	11	16	15	22	23	
20	15	15	19	20	27	27	30	18	7	19	7	20	20	
22	11	22	19	20	30	38	40	14	12	17	16	17	20	
18	17	22	22	20	27	39	46	11	11	19	20	13	20	
18	20	26	27	25	27	42	40							
20	22	25	12	25	23	44	42							
17	22	27	17	17	23	40	40							
15	17	27	12	16	20	40	45							
14	20	25	14	14	15	37	42							
15	23	28	17	17	15	35	40							
13	25	27	11	12	20	32	35							
15	20	27	22	22	23	40	20							
15	20	30	36	36	37	32	27							
36	35	36	37	35	34	27	19							

Moyenne.....	**23**	Moyenne.....	**15**
Foliole la plus longue.....	46	Foliole la plus longue	25
— courte.....	5	— courte.....	4

6° *Largeur des folioles.*

RAMEAU NORMAL.								RAMEAU GOUDRONNÉ.							
10	7	10	15	11	10	10	13	6	9	7	7	7	5	9	8
14	7	10	15	10	7	12	17	10	5	6	6	10	6	10	9
17	10	7	12	7	9	10	18	9	10	9	5	13	4	7	9
15	11	6	12	9	9	10	19	10	5	5	3	11	7	10	9
14	6	5	10	5	12	12	18	11	7	9	4	7	6	13	9
11	10	5	7	5	13	15	15	10	10	11	5	7	6	12	11
10	11	6	10	3	14	12	20	9	7	10	6	4	8	12	6
10	11	9	10	7	17	15	21	9	5	9	7	7	6	13	9
10	10	10	7	12	17	11	20	5	5	5	7	9	10	11	8
15	9	10	7	7	17	10	20	7	2	6	8	8	10	10	6
12	10	11	7	9	17	18	17	8	7	7	7	6	11	10	7
13	10	10	7	11	17	20	14	10	6	5	11	5	11	10	12
10	11	7	8	12	7	20	20	9	7	5	10	4	11	10	12
12	10	4	13	12	14	17	15	11	8	9	10	5	11	9	19
14	10	9	10	12	15	17	18	9	7	10	11	6	12	7	12
15	11	9	10	12	17	20	19	10	8	10	10	6	12	7	16
12	10	10	11	12	12	21	25	10	7	11	5	7	10	9	12
13	11	9	10	9	13	20	17	9	7	11	6	7	9	12	13
12	7	10	7	10	12	17	20	6	7	7	6	9	7	10	13
11	12	10	10	7	10	18	20	10	8	6	5	6	6	11	11
5	12	8	9	10	13	19	17	10	7	7	6	7	7	16	11
12	13	7	11	11	12	18	20	11	8	8	7	7	3	14	10
12	10	9	10	10	14	23	17								
17	10	13	11	13	17	17	20								
14	9	15	13	14	14	19	20								
14	10	15	11	10	14	20	20								
12	10	14	11	10	10	20	22								
10	11	10	12	10	10	17	12								
10	13	12	7	13	13	19	14								
9	10	10	7	14	13	19	14								
8	6	15	10	15	15	17	14								
7	7	12	13	14	15	16	14								
8	6	14	12	13	14	13	13								
6	10	15	10	12	10	14	12								
10	11	13	14	14	15	13	15								
Moyenne							**12**	Moyenne							**9**
Foliole la plus large							25	Foliole la plus large							16
— étroite							4	— étroite							3

Toutes ces mesures sont résumées dans le tableau suivant, qui rapproche les moyennes obtenues :

	RAMEAUX SAINS		RAMEAUX GOUDRONNÉS.		
	de printemps.	d'automne.	de printemps branche haute.	de printemps branche basse.	d'automne.
Nombre de feuilles par pousse de l'année...	4 [11]	10 [2]	3 [16]	2 [17]	9 [2]
Longr d'une pousse...	»	145 [2]	»	»	71 [2]
Nombre de folioles par feuille.....	16 [45]	14 [21]	14 [41]	9 [67]	12 [14]
Longueur totale des feuilles.....	250 [20]	143 [23]	147 [21]	144 [20]	87 [19]
Longueur des folioles.	44 [64]	23 [280]	22 [18]	15 [18]	15 [155]
Largeur des folioles...	23 [65]	12 [280]	13 [33]	8 [18]	9 [177]

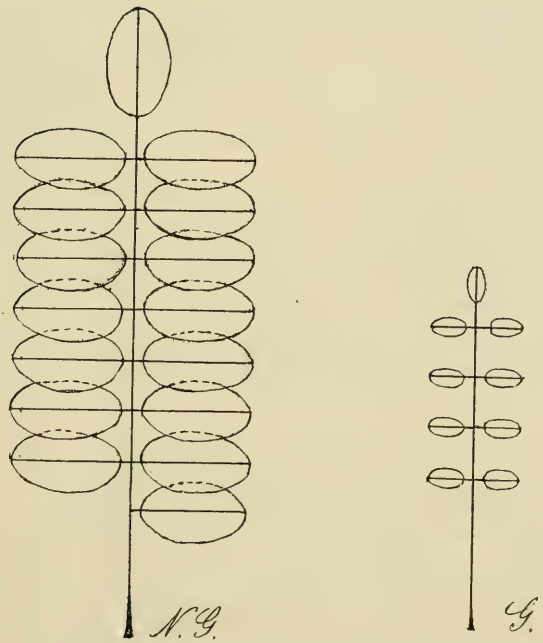


Fig. 6. — *Robinia pseudo-acacia.* Graphique représentant une feuille moyenne non goudronnée et une feuille moyenne goudronnée (1/3 gr. nat.)

De plus on a construit le graphique suivant, qui représente la feuille moyenne de printemps de *Robinia*, goudronnée et non goudronnée.

L'étude anatomique, faite sur les pousses d'automne, a permis de se rendre compte, en outre, que le diamètre des pousses est plus petit pour les arbres goudronnés que pour les arbres

sains, et que cette réduction de diamètre porte principalement sur l'appareil conducteur, ainsi que l'on peut s'en rendre compte en comparant les schémas ci-dessous.

La quantité d'amidon mise en réserve est bien moindre dans les rameaux goudronnés que dans les rameaux sains.

Robinia pseudo-acacia L. var *monophylla*. — Chez cette espèce on remarque que les folioles qui proviennent de la partie

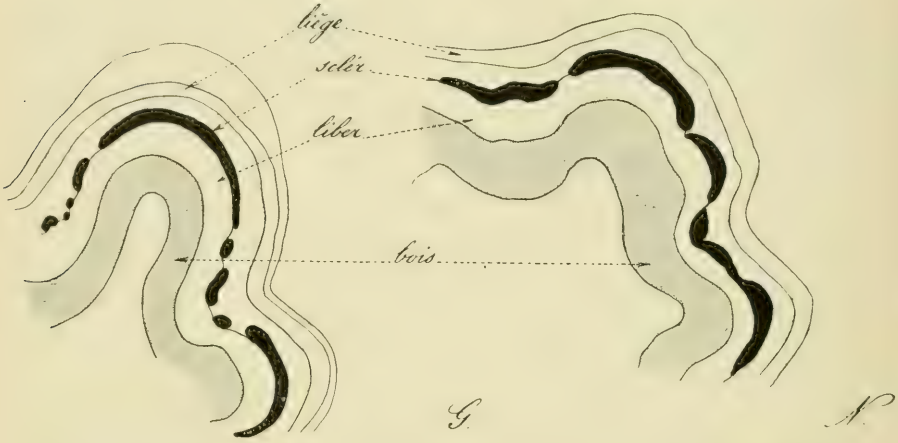


Fig. 7. — *Robinia Pseudo Acacia*, Coupes transversales à la base des pousses de l'année (schémas) gr.: 77. G. rameau goudronné, N. rameau normal.

goudronnée sont fréquemment déformées. Leur nervure médiane est courbe, de sorte que ces folioles, au lieu d'être planes, sont concaves et dissymétriques. Elles présentent d'autre part, ainsi que le montrent les mesures qui suivent, des réductions importantes dans leurs dimensions.

L'ensemble des mesures concernant le *Robinia monophylla* est résumé dans le tableau suivant :

	RAMEAUX NORMAUX.		RAMEAUX GOUDRONNÉS.	
Nombre de feuilles sur une pousse de l'année	4	[21]	4,2	[22]
Nombre de folioles par feuille	1,8	[93]	1,6	[93]
Longueur de la foliole terminale en millimètres	71	[89]	37	[76]
Largeur de la foliole terminale en millimètres	28	[93]	19	[61]
Longueur des petites folioles en millimètres	26	[83]	18	[46]
Largeur des petites folioles en millimètres	12	[80]	10	[44]

Æsculus Hippocastanum L. (Marronnier blanc). — J'ai également effectué des mesures comparatives sur les feuilles des arbres bordant les massifs du Bois, le long des parties goudronnées et non de l'allée.

Les mesures obtenues sont consignées dans la série des tableaux qui suivent.

Les feuilles des marronniers blancs, dans la partie goudronnée, présentaient les mêmes lésions que celles qui avaient été observées avenue du Bois. Celles de la partie non goudronnée étaient de plus grandes dimensions et intactes.

	RAMEAU NORMAL.		RAMEAU GOUDRONNÉ.	
Longueur des feuilles en millimètres.	231	[18]	155	[39]
Longueur de la foliole médiane en millimètres	110	[15]	80	[27]
Largeur de la foliole médiane en millimètres	67	[92]	32	[148]
Longueur des folioles latérales en millimètres	83	[9]	61	[30]
Largeur des folioles latérales en millimètres	56	[45]	21	[130]

Æsculus carnea Willd. (Marronnier rouge). — Il y a lieu de faire, à propos de cette essence, les mêmes remarques qu'à propos de l'essence précédente.

Les mesures qui la concernent sont réunies dans le tableau suivant :

	RAMEAUX SAINS.		RAMEAUX GOUDRONNÉS. Branches hautes.		RAMEAUX GOUDRONNÉS. Branches basses.	
Longueur totale des feuilles en millimètres	180	25	84	25	113	46
Longueur de la foliole médiane	113	25	59	32	62	25
Largeur de la foliole médiane	53	25	25	25	39	26
Longueur des autres folioles	59	88	54	46	40	35
Largeur des autres folioles	42	105	25	82	24	93

Acer pseudo-platanus L. (Sycomore). — Cette essence est particulièrement sensible à l'action du goudron. Les mesures qui suivent ont été faites sur des rameaux de l'année, en éliminant la dernière rosette de feuilles, incomplètement développée.

	RAMEAUX SAINS.		RAMEAUX GOUDRONNÉS.	
Longueur du rameau de l'année	87,5	[2]	29	[4]
Nombre de feuilles par rameau	7	[2]	5	[4]
Longueur totale de la feuille	170	[12]	131	[16]
Longueur du limbe	91	[12]	68	[16]
Largeur du limbe	106	[12]	82	[16]

Les autres Acer : *Acer campestre* L., *Acer Negundo* L., *Acer platanoides* L., sont également très atteints. Nous ne donnerons pas ici de mesures les concernant, pour ne pas allonger indéfiniment cette statistique déjà longue.

Quercus pedunculata Ehrh. (Chêne). — Il n'est cependant pas sans intérêt de donner les mesures concernant le chêne. Chez cette essence, les feuilles présentent peu de lésions; mais, par contre, leurs dimensions et surtout la longueur des pousses annuelles se réduisent notablement sous l'action des poussières goudronneuses, ainsi qu'il est possible de s'en rendre compte en consultant le tableau qui suit :

	RAMEAUX SAINS.	RAMEAUX GOUDRONNÉS.
Longueur des pousses de l'année en millimètres	90 [24]	39 [27]
Nombre de feuilles par pousse annuelle	6 [24]	6 [28]
Longueur des feuilles en millimètres	59 [132]	46 [165]
Largeur des feuilles en millimètres	37 [134]	28 [170]

En résumé, les arbres qui bordent les parties goudronnées de l'allée présentent des lésions sur leurs feuilles, qui sont recroquevillées et tachées. En outre, les dimensions des pousses et des feuilles se réduisent, et la structure anatomique révèle une moins grande activité de la végétation, en même temps qu'un ralentissement marqué dans l'accumulation des réserves.

3° Plantes molles de garniture.

Je rapellerai brièvement ici les constatations que la Commission a eu l'occasion de faire au sujet des plantes de garniture.

Nous désignons sous ce nom les plantes telles que les *Pelargonium*, les *Begonia*, etc. qui servent à faire des « garnitures ».

Les constatations faites en compagnie de la Commission ont porté sur les corbeilles de l'avenue du Bois, sur des jardins privés situés avenue du Bois, avenue Gabriel, Cours-la-Reine, sur les corbeilles de la place de l'Alma, de la place François-Ier et sur les jardins du Trocadéro.

L'action du goudron est nettement nocive sur certaines plantes :

Pelargonium lierre, Pelargonium divers, Begonia divers, etc. D'autres semblent, au contraire, plus résistantes : Œillets d'Inde, Zinnias, etc.

L'endroit où ces constatations pouvaient se faire cet été le plus nettement était le jardin du Trocadéro (voir le croquis).

Toute la partie teintée a été goudronnée en 1911. En 1910 la voie centrale des jardins n'avait pas été goudronnée, les

plates-bandes étaient en bon état (1), sauf à l'extrémité A, voisine de la partie goudronnée du quai Debilly.

En 1911, les plantes-bandes 1, 2, 3, 4, et particulièrement 1 et 2, sont en mauvais état : 1 et 2 se sont, en effet, trouvées soumises à l'action du vent du nord et de l'est ayant passé sur la partie goudronnée et principalement la plate-bande 1. Pour la même raison les corbeilles en 7 sont endommagées, alors que celles qui sont situées en 8 ne le sont pas. Les plates-bandes

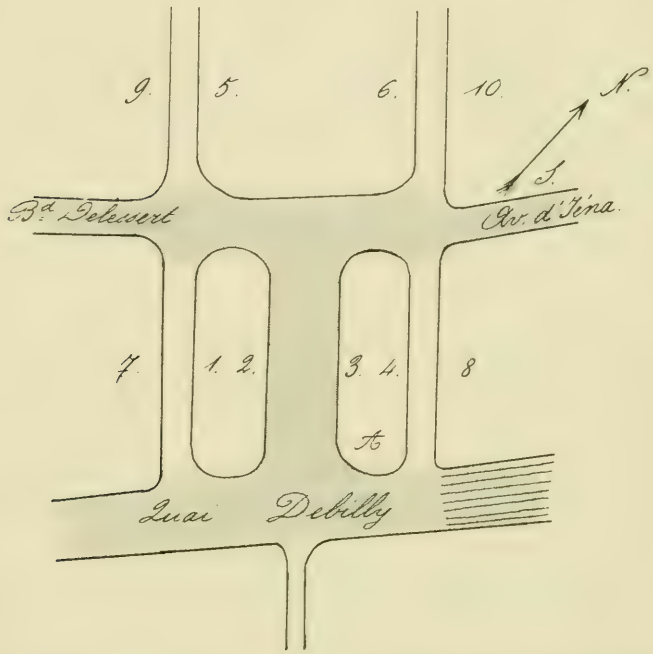


Fig. 8. — Croquis sommaire des jardins du Trocadéro. Les parties grisées ont été goudronnées en 1811. La partie rayée du quai Debilly avait été goudronnée en 1910.

5 et 6, placées le long des voies non goudronnées, sont en parfait état. Avenue du Bois de Boulogne, j'ai pu constater qu'un grand nombre de plantes sont attaquées par les poussières goudronneuses. Ce sont, outre les *Pelargonium*, les espèces suivantes : *Salvia splendens*, *Begonia* divers, *Fuchsia*. Les *Zinnia*, les *Petunia*, les *Ageratum* sont légèrement endommagés (2). Les *Canna* ont, par contre, un aspect satisfaisant.

(1) Observation due à M. Griffon.
(2) Cette dernière plante a été détruite place François-Ier.

Enfin, la Commission avait décidé de refaire une corbeille, avenue du Bois, avec des Pelargonium du commerce que l'on avait choisis d'une aussi belle qualité que possible. Une partie des plantes remises ainsi en place avaient même été arrosées avec des solutions fertilisantes. Ces plantes furent très endommagées et ne fleurirent pas.

J'ai pu me rendre compte, sur des coupes pratiquées sur des feuilles de *Pelargonium* attaquées, que les taches roussâtres que l'on y peut voir, à la face supérieure et le long des nervures, sont dues au développement d'un liège irrégulier et abondant.

C. — EXPÉRIENCES

1° Avenue Malakoff.

La Commission avait demandé que l'on effectuât le goudronnage de la moitié de la partie de l'avenue Malakoff située entre l'avenue du Bois et la rue Pergolèse, afin de comparer ensuite la végétation des *Cedrela* en bordure de la partie goudronnée avec celle des *Cedrela* bordant la partie de l'avenue restée intacte. La circulation étant à peu près la même, on devait avoir ici une comparaison toute naturelle entre l'action des poussières goudronneuses et celle de la poussière ordinaire.

Ce goudronnage a été effectué dans les premiers jours de juillet, mais l'expérience n'a pu donner, pour plusieurs raisons, des résultats absolument concluants.

En premier lieu, le goudronnage a été fait un peu tard, à une époque où la circulation est moins intense et où, par conséquent, l'action de la poussière est forcément très faible. D'autre part, à cette époque de l'année, les feuilles des arbres sont notablement plus résistantes qu'au printemps.

En second lieu, l'âge des arbres dont l'avenue est plantée ne paraît pas être rigoureusement le même dans toute sa longueur, les arbres de la partie non goudronnée paraissant plus jeunes.

Cependant les arbres qui ont subi l'action du goudron semblaient plus chlorotiques dès le 25 août, leurs pousses

d'automne étaient moins développées et, enfin, ils ont perdu leurs feuilles plus tôt.

Cette expérience serait évidemment à renouveler.

2e *Avenue du Palais-de-Glace.*

Il existe, longeant le Palais de Glace, une avenue peu fréquentée reliant le Grand Palais à l'avenue des Champs-Élysées. Cette avenue est plantée de marronniers formant une voûte ombragée, et la Commission avait demandé qu'elle subît un goudronnage. Ce goudronnage a été effectué le 30 juin. Les marronniers n'ont pas semblé en souffrir. Ils sont restés aussi beaux que ceux des autres parties des Champs-Élysées. Par contre, un hêtre rouge, placé sur une pelouse voisine et *au soleil*, a été atteint. Ses feuilles étaient recroquevillées.

Le cas de cette allée du Palais-de-Glace ressemble à celui de l'allée de Bagatelle ou encore de l'allée des Fortifications. C'est une allée ombragée, qui semble, par cela même, à l'abri de l'action néfaste du goudron.

3° *Pépinière de Longchamp.*

L'idée directrice qui a présidé à ces expériences est la suivante : jusqu'ici des plantes molles seules ont pu, expérimentalement, être attaquées par de la poussière ramassée sur une route goudronnée, mais on n'a pas réussir à reproduire, sur des végétaux ligneux, à l'aide de poussière goudronneuse, les lésions observées sur les arbres avoisinant les routes goudronnées. Or il était intéressant de voir si la poussière seule était assez nocive pour reproduire ces lésions.

J'ai opéré à l'aide de poussière récoltée avenue d'Iéna, avenue du Trocadéro (face au Musée Galliéra) et allée de Longchamp, au bois de Boulogne. La place d'Iéna avait été goudronnée les 19 et 21 juin, le prélèvement a été effectué le 29 juin.

L'avenue du Trocadéro avait été goudronnée le 29 juin, le prélèvement est du 8 juillet.

Enfin, l'allée de Longchamp avait été goudronnée le 16 juin, et le prélèvement est du 25 juillet.

Les expériences ont été effectuées sur les espèces suivantes :

Ulmus campestris Willd. (orme commun);
Juglans regia L. (noyer commun);
Acer pseudo-platanus L. (érable sycomore);
Symphoricarpus racemosus Mich. (symphorine);
Ribes sanguinea Pursh. (groseillier sanguin);
Philadelphus coronarius L. (seringa);
Rosa (rosier « Virago »).

Les expériences étaient conduites de la façon suivante : les arbres étant légèrement bassinés, leurs feuilles étaient saupoudrées de poussière à l'aide d'un soufflet à soufrer. On avait soin de n'opérer que lorsque le soleil était couché, de manière à éviter l'effet bien connu d'un arrosage en plein soleil.

Les expériences ont été effectuées du 1er juillet au 15 septembre, la poussière a été mise environ une fois par semaine du 1er au 18 juillet, puis deux à trois fois du 18 juillet au 15 septembre.

La poussière était toujours mise sur le même arbre, lequel était comparé constamment avec des arbres non traités de même âge. Voici, espèce par espèce, les résultats obtenus.

Ulmus campestris Willd. — L'orme traité par la poussière goudronneuse ne s'est pas distingué des arbres indemnes pendant très longtemps. Mais le 27 septembre, lors de l'une de mes dernières visites à la pépinière, j'ai remarqué que les feuilles de l'orme présentaient une brunissure nette sur leur face supérieure. Cette brunissure transparaissait à la face inférieure. J'attribue cette action tardive aux conditions dans lesquelles l'expérience a été faite : au début, jusqu'au 18 juillet, les aspersions de poussière n'étaient pas suffisamment fréquentes, de sorte que l'on s'éloignait des conditions de la pratique, où l'aspersion est lente et continue, ce qui, à mon avis, est plus dangereux. L'expérience l'a d'ailleurs montré, puisque l'orme en observation a été atteint pendant la période de goudronnage actif du 18 juillet au 15 septembre.

Juglans regia L. — Les feuilles du noyer ont présenté des traces de brûlures à partir du 18 juillet. Ces brûlures ont apparu sous la forme de taches suivant lesquelles les folioles ont bruni et se sont desséchées. Le pétiole des feuilles a été également taché et plus tard, vers le 25 juillet, les folioles

ont présenté des tiquetures brunes et des brunissures sombres très étendues. Enfin, dans l'ensemble, l'arbre soumis à l'action des poussières goudronneuses semblait plus jaune que les arbres sains.

Acer pseudo-platanus L. — L'action sur le sycomore a été beaucoup plus violente que sur les espèces qui précèdent. Dès le 4 juillet les vieilles feuilles étaient noircies là où la poussière goudronneuse avait été en contact avec elles. Des constatations semblables étaient faites le 13 juillet avec une aggravation du dommage causé. De plus les jeunes feuilles présentaient, entre leurs nervures, de violentes brûlures se traduisant par une coloration brune, parfois noirâtre et à aspect laqué, ou encore par des perforations. Des dommages semblables ont été constatés en août et septembre. Beaucoup de feuilles automnales ont été brunies, boursouflées ou perforées.

Symphoricarpus racemosus Mich. — La symphorine, comme l'orme, a résisté jusqu'au 18 juillet, mais elle a commencé à être atteinte dès que les saupoudrages à la poussière de goudron sont devenus plus fréquents. Les feuilles ont été brunies sur une étendue plus ou moins grande suivant leur âge. Chez les jeunes feuilles, la brunissure se produit sur la totalité de la face supérieure et transparaît à la face inférieure. Chez les vieilles feuilles, la brunissure est plus localisée, mais elle transparaît également à la face inférieure. Enfin la plante goudronnée paraît moins verte que les plantes restées saines.

A la fin de la saison, quelques feuilles avaient tendance à se gondoler pour prendre la forme d'une cuiller et la surface de quelques fruits présentait des taches de brun-noir.

Ribes sanguineu Pursh. — Dès le 13 juillet, les jeunes feuilles, soumises à l'action des poussières goudronneuses montraient, entre les nervures, des parties jaunâtres, à surface brillante et comme laquée, et parfois perforées. Plus tard l'ensemble des feuilles s'est desséché, mais les arbres sains ont eu leur feuillage desséché par suite de l'élévation inaccoutumée de la température estivale, il a donc été impossible de poursuivre plus avant l'étude entreprise sur cette espèce.

Philadelphus coronarius L. — Le seringa a été violemment éprouvé par le traitement à la poussière goudronneuse. Le

13 juillet je remarquai que les feuilles les plus jeunes étaient ou bien grillées sur leur bords, ou bien brunies le long de leurs nervures, ou, parfois, sur une plus grande partie de leur surface. Les feuilles plus âgées présentaient également des traces de brunissure et elles avaient, de plus, une tendance très nette à se recourber en forme de cuiller. D'autre part, les jeunes

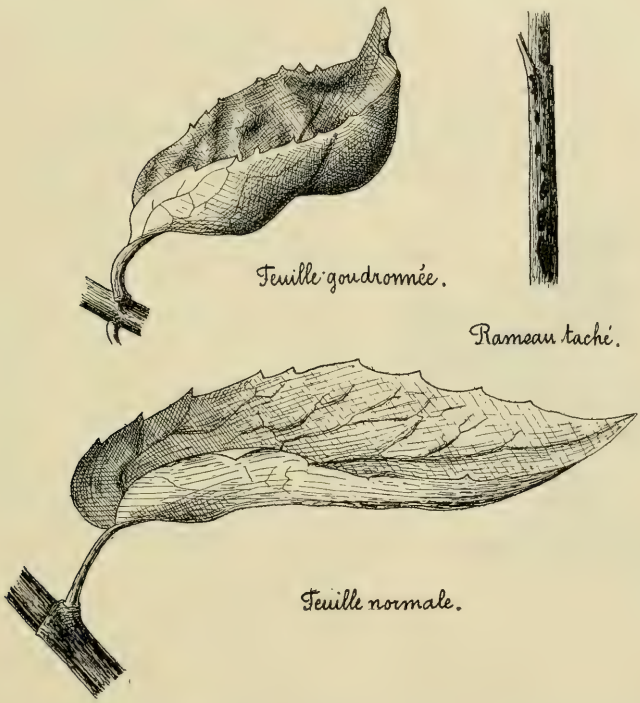


Fig. 9. — *Philadelphus coronarius* L. Expériences sur l'action de la poussière goudronneuse (23 gr. nat.)

rameaux prenaient un aspect flexueux (1), pendant que leur bois se ponctuait de taches noires.

Les mêmes observations ont été refaites pendant les mois de juillet et d'août. J'ai remarqué également un certain retard

(1) On sait, depuis les travaux de Neljubow, Linger, Molisch, Ritchter, Jaccard, que, dans l'air impur, le geotropisme et l'héliotropisme s'accentuent beaucoup. Voir pour la bibliographie de cette question : Richter, Ueber der Einflus verunreinigter Luft auf Heliotropismus und geotropismus (*Zeitzchr der K. Akad. d. Wiss. Wien. Mast. Naturwiss. Klasse.* t. CVX, Abt I, mars 1906, p. 265-352, 4 pl.

dans la lignification des pousses de l'année pour les arbres goudronnés.

Les brûlures sont devenues beaucoup plus intenses et se sont manifestées sous la forme de brunissure, transparaissant à la face inférieure, et de boursouflement, les feuilles ayant toujours une tendance à se recroqueviller en forme de cuiller.

Enfin, la continuité de l'action de la poussière s'est traduite, en septembre, par un véritable rabougrissement. Les rameaux se sont mal développés, ils sont restés plus courts et plus grêles que les rameaux normaux et ils sont un peu flexueux (Pl. I). Les feuilles sont restées plus petites, elles sont gaufrées, présentent des traces de brûlure blanchâtres, jaunâtres et brunâtres. Enfin elles ont une tendance curieuse à se recourber en cuiller.

Fig. 10. — *Rosa* sp. (Rosier « Virago »). Feuille recroquevillée sous l'action de la poussière goudronneuse (2/3 gr. nat.)

L'étude anatomique comparative des tiges ne révèle guère autre chose que des différences de dimensions entre les tiges goudronnées et non, dans les parties moyennes et inférieures de celles-ci ; mais dans la partie supérieure, qui à été soumise le plus énergiquement à l'action de la poussière, on remarque que la diminution du diamètre de la tige goudronnée porte surtout sur le cylindre central. Nous avions remarqué une chose analogue chez le *Catalpa* et chez le *Robinia*. Il y a également diminution de l'amidon mis en réserve.

Rosa sp. (Rosier Virago). — De tous les végétaux mis en expérience le rosier s'est, de beaucoup, montré le plus sensible. Dès le 4 juillet, les feuilles étaient fortement attaquées. Les jeunes étaient complètement brunies, et les vieilles présentaient des taches nombreuses, brunes et brillantes, comme laquées.

L'expérience se poursuivant, les feuilles se sont recroquevillées, le bois s'est taché et les tiges, les feuilles et les épines n'ont pas atteint leurs dimensions normales. Les pousses de

l'année présentaient dès le mois d'août un aspect différent des pousses de même ordre des arbres normaux. Elles paraissaient rabougries, recroquevillées (Pl. I). J'ai eu l'idée d'effectuer sur des rameaux semblables, pris sur des arbres goudronnés et normaux, une série de mesures biométriques pour voir si leur résultat montrerait des différences de même ordre que celles qui avaient été obtenues dans les études faites sur les arbres du bois de Boulogne.

Voici les chiffres qui ont été obtenus :

1° Longueur totale des feuilles en millimètres.

RAMEAU NORMAL.			RAMEAU GOUDRONNÉ.		
120	135	145	113	100	101
130	130	140	85	97	105
145	147	140	120	105	115
136	123	135	106	90	90
123	125	126	100	50	117
127	129		75	100	
Moyenne.....		133	Moyenne.....		98
Feuille la plus grande.		147	Feuille la plus grande .		120
— petite ..		120	— petite ..		50

2° Nombre de folioles par feuille.

RAMEAU NORMAL.			RAMEAU GOUDRONNÉ.		
7	7	7	5	4	4
7	6	7	5	5	6
7	7	7	6	6	6
7	7	7	7	7	6
7	7	7	6	6	7
6	6		6	4	
Moyenne.....		6,8	Moyenne.....		5,7
Nombre de feuilles le plus grand.		7	Nombre de feuilles le plus grand.		7
— petit..		6	— petit..		4

3° Longueur du limbe de la foliole terminale en millimètres.

RAMEAU NORMAL.			RAMEAU GOUDRONNÉ.		
55	58	57	38	30	44
57	57	52	49	34	48
58	59	62	31	50	43
60	60	53	36	45	43
51	52	50	50	42	47
			46		
Moyenne.....		**56**	Moyenne.....		**41**
Foliole la plus longue...		62	Foliole la plus longue ..		50
— courte ...		51	— courte ...		30

4° Largeur du limbe de la foliole terminale en millimètres.

RAMEAU NORMAL.			RAMEAU GOUDRONNÉ.		
30	26	30	37	20	29
20	32	30	23	20	32
35	30	35	28	31	28
23	30	30	30	18	27
22	23	28	18	24	28
Moyenne.....		**28**	Moyenne.....		**25**
Foliole la plus large		35	Foliole la plus large		32
— étroite...		20	— étroite...		18

5° Longueur du limbe des folioles de la 1re paire en millimètres.

RAMEAU NORMAL.				RAMEAU GOUDRONNÉ.			
46	52	55	54	22	43	30	37
49	45	45	47	37	20	43	42
44	50	50	55	45	40	35	40
45	47	47	55	28	40	26	32
54	55	52	45	40	43	45	38
47	49	47	50	40	25	36	35
52	54	46	47				
Moyenne.....			**49**	Moyenne.....			**36**
Foliole la plus longue...			55	Foliole la plus longue...			45
— courte...			44	— courte ...			20

6° Largeur du limbe des folioles de la 1re paire en millimètres.

RAMEAU NORMAL.				RAMEAU GOUDRONNÉ.			
30	31	31	33	17	28	20	22
30	22	27	28	24	18	22	25
26	30	31	32	26	26	31	32
30	27	27	31	18	25	27	31
30	32	31	23	26	28	31	23
30	28	27	31	25	20	20	23
32	33	30	27				
Moyenne.....			**29**	Moyenne.....			**23**
Foliole la plus large			33	Foliole la plus large			28
— étroite...			22	— étroite...			17

7° Longueur du limbe des folioles de la 2e paire en millimètres

RAMEAU NORMAL.				RAMEAU GOUDRONNÉ.			
35	52	43	37	17	36	23	22
36	38	36	33	22	22	20	40
38	35	41	32	25	32	27	30
41	35	37	37	25	24	28	22
37	55	42	37	43	33	21	20
37	33	35	35	23	37	42	38
35	35	42	42	33	32	26	17
39	35	37		26	24	28	40
Moyenne.....			**38**	Moyenne.....			**28**
Foliole la plus longue...			55	Foliole la plus longue ..			43
— courte...			32	— courte...			17

8° Largeur du limbe des folioles de la 2e paire en millimètres.

RAMEAU NORMAL.				RAMEAU GOUDRONNÉ.			
24	31	26	24	9	23	16	17
22	21	22	21	16	15	17	28
24	24	27	20	17	23	17	18
24	22	24	22	15	18	16	17
22	32	25	25	28	21	17	11
22	20	22	20	20	23	28	27
22	20	25	27	24	22	18	13
26	25	23		17	15	18	25
Moyenne,.....			**24**	Moyenne.....			**19**
Foliole la plus large....			32	Foliole la plus large....			28
— étroite ..			20	— étroite...			9

9° Longueur du limbe des folioles de la 3e paire en millimètres.

RAMEAU NORMAL.				RAMEAU GOUDRONNÉ.			
17	44	21	17	26	20	13	15
22	11	15	20	9	22	6	32
20	12	27	25	11	27	10	15
24	22	25	20	17	10	17	21
41	25	16	12	18	13	25	27
20	25	22	17	23	14	16	16
25	19	22	25				
Moyenne			**22**	Moyenne.....			**16**
Foliole la plus longue...			44	Foliole la plus longue ..			32
— courte...			11	— courte...			5

10° Largeur du limbe des folioles de la 3e paire en millimètres.

RAMEAU NORMAL.				RAMEAU GOUDRONNÉ.			
12	25	15	9	18	12	7	10
10	10	10	10	5	15	5	20
12	12	12	17	6	20	5	7
15	11	15	14	7	7	10	21
11	26	13	10	14	8	17	20
7	12	15	13	16	6	6	10
7	15	17	15				
15							
Moyenne.....			**13**	Moyenne.....			**10**
Foliole la plus large			26	Foliole la plus large			21
— étroite...			7	— étroite ...			5

L'action du goudron s'est donc traduite par un rabougrissement de la végétation, accompagné d'un trouble dans la régularité de la croissance.

Le tableau ci-dessous (1) résume l'ensemble des moyennes obtenues, avec lesquelles on a figuré graphiquement le schéma de la feuille moyenne normale et celui de la feuille moyenne goudronnée.

(1) Les chiffres entre crochets représentent le nombre des mesures effectuées.

	POUSSE NORMALE.		POUSSE GOUDRONNÉE.	
Longueur des feuilles en millimètres..	133	[17]	98	[17]
Nombre de folioles	7	[17]	6	[17]
Longueur du limbe de la foliole terminale	56	[15]	41	[15]
Largeur du limbe de la foliole terminale.....	28	[15]	25	[15]
Longueur du limbe des folioles de la première paire.....	49	[28]	36	[24]
Largeur du limbe des folioles de la première paire	29	[28]	23	[24]
Longueur du limbe des folioles de la deuxième paire.....	38	[31]	28	[32]
Largeur du limbe des folioles de la deuxième paire.....	24	[31]	19	[32]
Longueur du limbe des folioles de la troisième paire.....	28	[29]	16	[29]
Largeur du limbe des folioles de la troisième paire.....	13	[24]	10	[24]

4° *Fleuriste de la Ville.*

Les expériences effectuées au Fleuriste de Ville ont été orientées dans le but d'étudier, sur des plantes de garniture très usuelles, l'influence de la radiation solaire totale.

On avait remarqué en effet, au bois de Boulogne, que les dégâts produits par le voisinage du goudron semblaient nuls dans les routes peu fréquentées et ombragées. Pour mettre en évidence l'influence de la lumière, on a préparé quatre carrés semblables A, B, C, D dans lesquels les espèces suivantes ont été plantées :

Pelargonium peltatum Ait. (géranium-lierre).

Begonia (bégonia tubéreux).

Petunia violacea Hook.

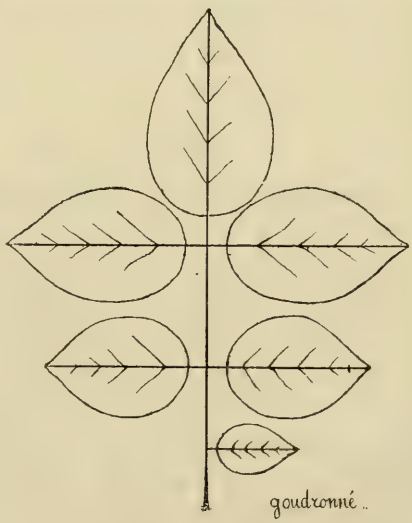


Fig. 11. — *Rosa* sp. (« Virago »). Graphique représentant la feuille goudronnée moyenne. 2/3 gr. nat.

Ageratum Mexicanum Hort.
Tagetes patula (œillet d'Inde « Légion d'honneur »)
Zinnia elegans Jacq.
Anthemis Parthenioides Hook.
Salvia splendens Ker.

Toutes les plantes ont été arrosées au pied seulement et saupoudrées, à sec, de poussières provenant des mêmes endroits que celles qui ont servi aux expériences de Longchamp. Les plantes qui se trouvaient en D, réservées comme plantes témoins, n'étaient pas recouvertes de poussière.

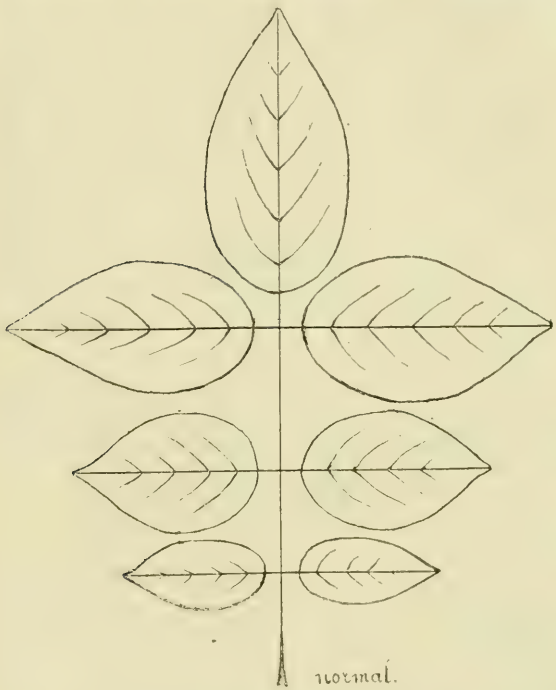


Fig. 12. — *Rosa* sp. (« Virago »). Graphique représentant la feuille normale moyenne. 2/3 gr. nat.

La planche A était laissée au plein soleil, la planche B était abritée par une toile d'emballage et la planche C par une double toile d'emballage ; la planche D était en plein soleil.

Les feuilles et les fleurs étaient saupoudrées assez souvent pour qu'il s'y trouve toujours de la poussière.

En A, toutes les plantes ont plus ou moins souffert du goudron. Les moins atteintes on été l'*Anthemis*, dont les feuilles ont simplement jauni ; le *Tagetes*, dont les pétales ont été tachés, et le *Petunia*, qui a présenté des lésions semblables.

Le géranium-lierre a présenté sur ses feuilles les lésions bien connues, les *Begonia* ont eu leurs feuilles détruites, l'*Ageratum* a présenté des brunissures à la base de ses feuilles, le *Zinnia*

également ; de plus, les feuilles ont été brûlées le long des nervures et les pétales ont été desséchés à leur extrémité. Enfin les feuilles de *Salvia* ont été recroquevillées et gaufrées, et leur base a été brunie.

Les plantes abritées du soleil ont été nettement protégées. Cela a été particulièrement visible pour les *Zinnia*, qui ont été indemnes ou à peine atteints en B et C ; pour les *Pelargonium*, dont les feuilles ont été d'autant moins brûlées qu'ils étaient plus ombragés, et qui ont été à peine atteints en C ; les *Salvia*, qui ont été à peine atteints en B et sont restés indemnes en C, et les *Ageratum*, dont quelques feuilles ont été brunies en B et aucune en C.

Les *Tagetes* n'ont présenté de taches sur leurs pétales ni en B, ni en C.

Enfin les *Begonia* ont gardé leurs feuilles intactes en C seulement, mais les préférences ombrophiles de ces plantes m'ont invité à considérer les observations faites sur elles comme insuffisamment précises.

En résumé, les plantes ombragées ont été nettement moins sensibles que les plantes laissées au plein soleil, et ces premières expériences expliquent en partie la résistance qu'ont manifestée les arbres placés en bordure des allées très ombragées de la Ville et du Bois.

5° *École d'horticulture de Versailles.*

Les expériences faites à l'École d'horticulture de Versailles constituent le début d'une série d'essais qui seront poursuivis et au cours desquels je me suis proposé de comparer entre eux, au point de vue de leur nocivité sur la végétation, les divers revêtements, et aussi de déterminer d'une manière plus étroite le mécanisme et les conditions de l'action nuisible des poussières goudronneuses.

On s'est servi, comme réactifs, de boutures de *Pelargonium* (lierre et *zonale*). Ces boutures sont placées dans une serre dont la température varie de 5 à 10° centigrades et elles sont arrosées de manière à éviter le dépôt d'eau sur leurs feuilles. Les expériences ont été mises en train le 8 novembre 1911.

Les plantes ont été saupoudrées au soufflet de poussières diverses, et ce saupoudrage fut renouvelé tous les huit jours, de manière à ce qu'il reste toujours sur les feuilles une couche légère de poussière impalpable. Lorsque certaines poussières ont paru peu actives, on en a mis une épaisseur plus grande. Chaque expérience a porté sur six boutures. Parfois certaines d'entre elles ont été saupoudrées, non à la face supérieure, mais à la face inférieure.

Expérience N° 1. — Tarvia. — Ce produit est à base de de goudron. La poussière que j'ai expérimentée à été récoltée, le 22 juillet, au Cours-la-Reine.

Quatre jours après le premier saupoudrage, les jeunes feuilles des deux *Pelargonium* étaient attaquées. Dans la suite, les feuilles plus âgées l'ont été à leur tour. C'est cette poussière qui, de tous les revêtements expérimentés, s'est montrée la plus nocive. Son action s'est manifestée de la manière suivante : Les jeunes feuilles ont été recroquevillées, brunies ou noircies. Les feuilles plus âgées sont souvent laquées, et il se forme du liège à leur face supérieure, le long des nervures. Les plantes ont un aspect rabougri et, dans certains cas, les pétioles des feuilles ont été attaqués et tordus.

Expérience N° 2. — Bitulithe. — Cette poussière a été récoltée route de Joinville, à Saint-Mandé, le 3 août 1911. Au bout de six semaines, son action était encore nulle sur le feuillage des *Pelargonium*. Dans la suite, de vieilles feuilles de géranium-lierre, cependant, présentaient de petites taches dues à la formation de liège anormal, mais les jeunes feuilles sont demeurées intactes.

Expérience N° 3. — Glutrin. — Cette poussière provient d'un prélèvement fait, le 26 juillet, avenue Kléber.

Ce produit, après six semaines, n'a aucunement agi sur les boutures de *Pelargonium*.

Expérience N° 4. — Goudron de gaz. — Cette poussière a été prélevée sur une chaussées récemment goudronnée. Ce goudron a produit les effets habituels et déjà décrits, mais moins rapidement que la Tarvia.

Expérience N° 6. — Goudron de Boghead (n° 8 modifié de Lassailly). Cette poussière a été récoltée avenue Ingres, le

9 novembre 1911. Cet enduit est expérimenté depuis le 15 novembre. Il ne s'est pas montré jusqu'ici nuisible aux plantes en expérience.

Expérience N° 10. — Goudron de gaz. — Cette poussière a été prélevée avenue Gabriel, le 23 juin 1911, sur la chaussée et par un temps sec, l'avenue ayant été goudronnée du 21 mars au 10 avril, dans de mauvaises conditions. Quinze jours après le premier saupoudrage, les plantes traitées par la face supérieure de leurs feuilles ne manifestaient aucune lésion ; celles qui avaient été traitées par la face inférieure présentaient des taches jaunes, et le long de leurs nervures le laquage habituel, visible à la face supérieure. Après trois semaines, ce goudron avait produit sur les feuilles les mêmes effets que la poussière provenant d'un goudronnage récent.

Expérience N° 11. — Goudron de gaz. — Cette poussière a été récoltée également avenue Gabriel, le 23 juin. Elle est constituée par les produits d'ébouage, pris dans le caniveau après son lavage. La première trace d'attaque, sous forme de boursouflure, s'est produite le long des nervures et *à la face supérieure*, pour des feuilles saupoudrées *à la face inférieure*. Après un mois, toutes les feuilles ont été attaquées. Il s'y est produit, outre le liège déjà décrit, des brûlures grisâtres intéressant toute l'épaisseur de la feuille. Cette poussière est moins nuisible que les n°s 9 et 10.

Expérience N° 12. — Poussière de route ordinaire. — Cette poussière a été récoltée, le 9 novembre 1911, avenue Raphaël, dans une partie non goudronnée. Bien que les plantes en aient été copieusement saupoudrées, soit à leur face inférieure, soit à la face supérieure, elle n'a paru jusqu'aujourd'hui présenter aucune action nuisible.

On peut conclure de ces essais, qu'il sera nécessaire de poursuivre en variant les conditions, que les divers revêtements ont une action très différente sur les tissus des feuilles des *Pelargonium* expérimentés. Les conditions dans lesquelles ces expériences ont été effectuées, aussi bien que leur faible durée, ne permettent pas de dire que certains revêtements soient *sans action*, mais au moins peut-on déclarer que certains d'entre eux ont une action de *beaucoup moins nuisible*.

CHAPITRE IV

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS PRATIQUES

RÉSUMÉ

Action des vapeurs.

Dans les conditions des expériences exécutées par HASELHOFF et LINDAU, SORAUER, OLIVER et MIRANDE, et aussi d'après les observations faites de tous temps par les jardiniers, les vapeurs de goudron sont nuisibles aux végétaux.

Les expériences faites dans des caisses fermées, remplies de vapeur, ont toujours donné lieu à des résultats désastreux pour les plantes. On ne saurait s'en étonner.

Les expériences de M. MIRANDE, effectuées en plein air, donnent des résultats beaucoup moins accentués.

Enfin, dans la pratique, les expériences effectuées jusqu'ici sur l'action des vapeurs n'ont pas donné de résultats appréciables (avenue du Palais-de-Glace); il ne subsiste à ce sujet que l'observation faite par M. FORESTIER sur une bordure de *Sedum spurium*, brûlée dans des conditions particulières.

Par contre, il est bien connu des jardiniers que le voisinage des palissades ou châssis goudronnés est nuisible aux plantes.

Action des poussières.

Les expériences de M. GRIFFON et celles que j'ai effectuées d'autre part à Longchamp et au Fleuriste de la Ville, montrent que la poussière prise sur des routes goudronnées est capable, à elle seule, de produire sur les feuilles des plantes herbacées ou ligneuses des lésions analogues à celles qui ont été constatées dans la pratique.

Ces poussières agissent-elles par contact ou *par les vapeurs* qu'elles dégagent? L'expérience, répétée maintes fois, de feuilles qui ont formé du liège à leur face supérieure, alors que la face inférieure avait été saupoudrée de poussière goudronneuse, semble bien venir à l'appui de cette dernière thèse. Rappelons que M. MIRANDE a, le premier, soutenu cette manière de voir.

Nature des lésions produites sur la plante.

Dans les expériences de Haselhoff et Lindau on a constaté, au point de vue morphologique, la fanaison des feuilles, qui sont tachées, brunies et laquées.

Au point de vue anatomique, les cellules sont plasmolysées, la chlorophylle est dissoute, et on voit apparaître des gouttes d'huile et du tanin.

Chez les plantes récoltées le long des voies goudronnées, ou encore soumises à nos expériences, on n'observe la fanaison que rarement et chez les plantes molles, mais on constate des phénomènes de brûlure se manifestant par la brunissure, ou le laquage des feuilles, en même temps que se produisent des assises de liège. La plante cherche donc à se défendre, l'attaque étant, en plein air, beaucoup moins brusque qu'en vase clos.

J'ai obtenu des phénomènes de fanaison en projetant sur des feuilles de pélargonium de la ponce pulverisée contenant 1 p. 100 de phénol. Les feuilles étaient fortement tachées et fanées quelques heures après avoir été saupoudrées.

Enfin, la poussière goudronneuse produit un rabougrissement de la végétation, un ralentissement dans l'activité de l'assise génératrice libéro-ligneuse, et entrave la mise en réserve de l'amidon.

CONCLUSIONS PRATIQUES

Il est absolument hors de doute que sur des voies urbaines, très ensoleillées et soumises à une circulation très intense, l'emploi du goudron de gaz est presque fatalement nuisible aux plantes, herbacées ou non, de bordure. Certes, il en est de plus ou moins sensibles, ainsi qu'on a pu le constater avenue du Bois ; mais il semble bien que toutes les plantes situées en bordure de ces voies très fréquentées soient condamnées à souffrir plus ou moins de la poussière goudronneuse. En tout cas, il est impossible de réaliser une décoration végétale de quelque importance le long de ces voies.

Par contre, il semble jusqu'ici que les dommages causés par l'emploi du goudron soient limités à des cas particuliers.

En effet, ni en Angleterre, ni aux États-Unis, ni en Suisse, on ne s'est plaint jusqu'ici du goudronnage. En Angleterre particulièrement, on goudronne depuis longtemps et cette pratique rencontre une approbation générale.

Il y a là une contradiction qui n'est qu'apparente. En effet, l'action du goudron est variable avec un certain nombre de facteurs que nous allons rappeler :

1° Une circulation intense produit, même sur les voies goudronnées, une poussière d'usure qui, très fine, s'élève pour retomber sur les feuilles des plantes voisines. Cette poussière est d'autant plus abondante que la circulation est plus intense.

2° L'insolation provoque des dommages plus grands, alors que les pluies abondantes, lavant les feuilles, peuvent limiter le dommage. Il y a donc une influence du climat qui expliquerait que, dans des pays plus froids que le nôtre (Grande-Bretagne), on ne se trouve pas mal de l'emploi du goudron.

3° Des causes locales, comme par exemple la violence et la direction des vents, doivent être prises en considération.

4° La nature du goudron. Le goudron raffiné que l'on emploie en Angleterre est sans doute moins nuisible que le goudron brut.

5° La nature des plantes. Les plantes à cuticule épaisse (par exemple le lierre) ou encore les plantes méridionales telles que les palmiers présentent certainement une résistance plus grande.

6° L'action du goudron se manifestant *à longue échéance*, il est possible que l'on se trouve bien de son emploi pendant un certain temps. Après une période pouvant atteindre plusieurs années, on sera peut-être surpris de constater, le long de voies goudronnées et principalement sur les arbres, des dommages que rien au préalable n'avait pu faire prévoir.

Néanmoins, jusqu'à présent, la nécessité de remédier aux effets du goudronnage n'existe que pour les voies urbaines à grand trafic.

Les recherches ultérieures doivent tendre vers la découverte d'un enduit qui réponde à quelques conditions essentielles :

1° Emploi donnant satisfaction aux techniciens ;

2° Poussière peu ou pas nuisible aux plantes ;

3° Prix aussi réduit que possible.

S'il est impossible de rendre le goudron inoffensif, ce sera évidemment au groupe des pétroles et matières bitumineuses et asphaltiques qu'il sera de toute nécessité de s'adresser pour rechercher l'enduit répondant aux conditions que nous venons d'énumérer.

Il est probable également que l'usage de tar-macadam, donnant une poussière d'usure moins riche en goudron ou en bitume, sera également recommandable pour la construction des chaussées urbaines.

NOTE AJOUTÉE PENDANT L'IMPRESSION

Beaucoup de personnes ont pu penser que les dommages causés par le goudronnage des routes étaient localisés uniquement dans la région parisienne. En réalité, ils se reproduisent chaque fois que les conditions de circulation et d'éclairement que nous avons énumérées se trouvent réunies. Voici quelques renseignements concernant les dégâts constatés dans les Alpes-Maritimes et qui m'ont été donnés obligeamment par MM. Felix Ardisson, président du Syndicat Agricole Horticole de Villefranche-sur-Mer, et Aussel, secrétaire général de la Ligue du Commerce floral et horticole du Sud-Est.

Les œillets, les genêts, les rosiers, géraniums, héliotropes, sont condamnés au dépérissement au voisinage des routes goudronnées.

Les rosiers perdent complètement leurs feuilles, souvent les jeunes pousses ne peuvent se développer et les plantes dépérissent très rapidement.

Certaines plantes maraîchères, telles que les petits pois, les haricots, les salades, lorsqu'elles sont trop rapprochées de la route et là où la poussière du goudron arrive en abondance, ne se développent pas. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne des routes, le dommage s'atténue.

Les platanes et les mimosas qui bordent les routes en souffrent moins, mais on peut constater sur eux, m'écrit M. Aussel, « des signes de dépérissement non moins équivoques ».

D'après M. Aussel, les dégâts se manifesteraient jusqu'à une distance de 20 mètres du bord de la route.

Les routes sont goudronnées au goudron de gaz ordinaire, elles sont extrêmement fréquentées et ensoleillées bien que l'on constate également des dégâts à l'ombre.

Enfin les dégâts se sont manifestés dès la première année du goudronnage, mais on ne peut hésiter à dire que ces dégâts se sont accrus jusqu'à ce jour. Les feuilles des plantes attaquées sont couvertes de poussière goudronneuse « qui les brûle et les dessèche », et certaines cultures horticoles ont dû être abandonnées le long des routes, alors qu'elles y étaient pratiquées couramment autrefois.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

EXPÉRIENCES EFFECTUÉES A LA PÉPINIÈRE DE LONGCHAMP.

1. Rosier *Virago*. — A gauche, rameau ayant subi l'action des poussières goudronneuses; à droite, rameau sain.
2. Seringat. — A gauche, deux rameaux ayant subi l'action des poussières goudronneuses; à droite, deux rameaux sains de même âge.

SUR LE DÉVELOPPEMENT
DES FORMATIONS MÉDULLAIRES
DES *GREENOVIA*

Par RAYMOND HAMET

Dans une Note présentée récemment à l'Académie des Sciences (1), j'ai fait connaître la structure des formations corticales et médullaires qu'on observe dans la tige florifère des *Greenovia*. J'ai décrit aussi le développement des formations corticales, me réservant d'étudier plus tard le mode de différenciation des formations médullaires. Ce sera l'objet du présent travail.

On sait que l'anneau fibreux central est fortement sinueux ; on sait aussi que, dans la tige florifère adulte, les faisceaux médullaires se détachent de l'anneau libéro-ligneux, qu'ils rejoignent après avoir cheminé verticalement dans la moelle.

Pour comprendre le développement de ces faisceaux, il est nécessaire d'étudier les différents aspects qu'ils présentent sur une série de coupes transversales. Si nous examinons une portion de la zone libéro-ligneuse comprenant une couche libérienne, une portion de l'anneau fibreux et un faisceau ligneux, nous voyons qu'au début la portion considérée de l'anneau fibreux forme un segment de cercle, puisque, en face du faisceau ligneux, elle s'incurve vers le centre de la tige, sans que ses deux bords, interne et externe, cessent d'être équidistants. La dépression de la portion de l'anneau fibreux, d'abord large et peu profonde, s'incurve plus profondément et se rétrécit; on a bientôt un échancrement à peu près triangulaire qui s'enfonce de plus en plus, en même temps que sa partie

(1) Raymond Hamet, Sur les formations libéro-ligneuses anormales de la tige des *Greenovia* (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. 154, p. 604, 1912).

supérieure se rétrécit : puis, l'échancrement prend l'aspect d'une fente assez étroite et à bords d'abord parallèles mais qui cessent bientôt de l'être par suite du rétrécissement progressif de la partie supérieure de l'excavation. La portion de la couche libérienne correspondante à la portion étudiée de l'anneau fibreux a suivi le mouvement de cette dernière, mais son bord externe s'est échancré moins profondément que son bord interne contigu à l'anneau fibreux.

Les deux bords supérieurs de l'excavation de l'anneau fibreux se rejoignent bientôt, séquestrant ainsi la couche libérienne située à l'intérieur de l'échancrure. A ce moment, le faisceau anormal se trouve presque tout entier dans la région médullaire ; il n'est pas encore circulaire, mais semi-circulaire, soudé à l'anneau fibreux central par les deux extrémités supérieures de l'échancrure fibreuse. Ces deux extrémités vont, peu à peu, se rejoindre et se souder. Le faisceau, devenu circulaire, est alors composé d'une zone libérienne entourée d'un anneau continu de fibres, qui ne tient plus à l'anneau fibreux central que par sa partie supérieure. Il s'en détache, d'ailleurs, bientôt, et le faisceau médullaire, alors complètement différencié, présente la structure décrite dans ma communication à l'Académie des Sciences. Il conserve cette structure sur une certaine longueur, puis se confond, de nouveau, avec l'anneau libéro-ligneux, en suivant un mode d'indifférenciation exactement inverse du mode de différenciation qui vient d'être décrit.

Les faisceaux médullaires apparaissent donc comme des cordelettes libériennes qui traversent l'anneau fibreux central, s'entourent de fibres pour leur parcours dans la moelle, puis, traversant, à nouveau, l'anneau fibreux, rejoignent, à un niveau supérieur, le liber dont elles sont issues.

Le développement de ces curieuses anomalies s'explique aisément si l'on étudie les faisceaux libéro-ligneux anormaux, avant l'établissement de l'assise génératrice circulaire qui donne naissance à l'anneau fibreux central.

Sur une série de coupes transversales, nous voyons que l'arc générateur du faisceau anormal, d'abord situé sur le cercle idéal formé par le prolongement des arcs générateurs des faisceaux normaux, se déplace de plus en plus vers le centre

de la tige ; puis, qu'après s'être immobilisé, il se rapproche du cercle idéal dont il s'était écarté, jusqu'à ce qu'il se confonde de nouveau avec lui.

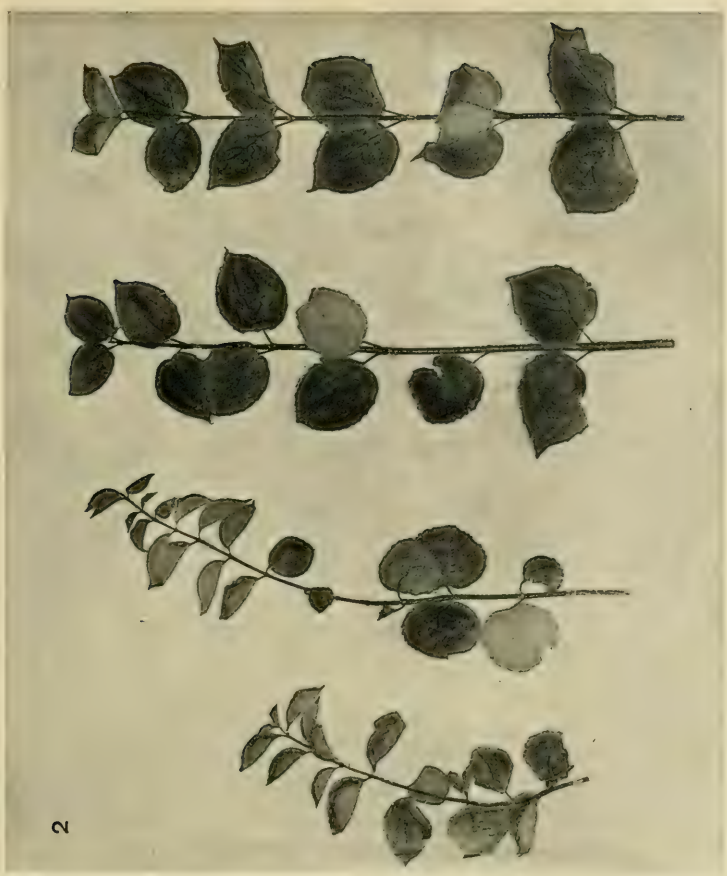
Pour comprendre complètement la genèse des formations qui ont été décrites plus haut, il nous reste à examiner les phénomènes consécutifs à l'établissement de l'assise génératrice circulaire. Cette dernière apparaît à la place du cercle idéal formé par les prolongements latéraux des arcs générateurs des faisceaux libéro-ligneux normaux. Or, nous savons que l'arc générateur du faisceau anormal s'éloigne progressivement de ce cercle idéal. Pour que les prolongements de cet arc générateur puissent rejoindre, par leurs extrémités latérales, les prolongements de l'assise génératrice circulaire, il faut que les premiers s'incurvent au dehors, tandis que les seconds s'incurvent au dedans. Quand l'assise génératrice aura fonctionné, l'anneau fibreux qui en résulte sera donc déprimé vers le centre de la tige.

Lorsque l'arc générateur du faisceau anormal se rapproche davantage du centre de la tige, le raccordement de ses prolongements avec ceux de l'assise génératrice circulaire obéit à plusieurs attractions. D'une part, les prolongements de l'arc générateur du faisceau anormal, ainsi que ceux de l'assise génératrice circulaire, tendent à se rejoindre bout à bout; d'autre part, les premiers prolongements tendent à s'unir aux seconds. Tant que le faisceau anormal n'est pas trop distant de sa place régulière, ces forces s'exercent simultanément. Les extrémités des prolongements de l'arc générateur du faisceau anormal se rapprochent l'une de l'autre, mais s'incurvent légèrement pour atteindre les extrémités des prolongements de l'assise génératrice circulaire ; celles-ci se rapprochent également l'une de l'autre, mais s'incurvent aussi, ce qui permet le raccordement. Après fonctionnement de l'assise génératrice, l'anneau fibreux présente une échancrure étranglée au sommet.

Lorsque le faisceau anormal est complètement dévié, les deux forces dont j'ai parlé n'agissent plus simultanément ; la première s'exerce à l'exclusion de la seconde. Les extrémités des prolongements de l'arc générateur du faisceau anormal se rejoignent bout à bout, de même que celles des prolongements

de l'assise génératrice circulaire. On a donc, à ce moment, deux assises génératrices superposées, l'une donnant naissance à l'anneau fibreux central, la seconde produisant l'anneau fibreux du faisceau anormal. On obtient ainsi la figure du faisceau médullaire complètement différencié.

Le mode de développement est donc le même dans les faisceaux corticaux et dans les faisceaux médullaires. Dans les uns et dans les autres, les prolongements de l'arc générateur s'incurvent vers l'assise génératrice circulaire; mais, alors que, s'incurvant en dedans dans les premiers, ils entourent les vaisseaux, ils s'incurvent en dehors dans les seconds et entourent le liber.



C. L. Gatin, phot. Imp. Berthaud.

MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VIe ARR.

Flore générale de l'Indo-Chine

Publiée sous la direction de H. LECOMTE
PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

L'ouvrage formera 7 volumes grand in-8, avec figures et 150 planches hors texte en lithographie.

VIENT DE PARAITRE :

TOME I (complet) :

Renonculacées à Sapindacées

PAR

De Boissieu, Dode, P. Dop, A. Finet, F. Gagnepain, P. Guérin, A. Guillaumin, J.-D. Hooker, H. Lecomte, F. Pellegrin, C.-J. Pitard

1907-1912, 1 volume grand in-8°, de 1070 pages, avec 131 figures dans le texte et 26 planches hors texte, en lithographie .. **65** fr. **50**

Tome II : Fascicule I, par **H. Lecomte**, 1908, 56 pages avec 7 fig. et 1 planche hors texte..... **3** fr. **50**

Tome V : Fascicule I, par **L. Courchet, C. de Candolle** et **H. Lecomte.** 1910, 1 vol. in-8°, de 96 pages, avec 10 figures et 2 planches hors texte..... **6** fr. **50**

Tome VI : Fascicule I, par **F. Gagnepain.** 1908. 1 vol. in-8°, de 128 pages, avec 13 figures et 3 planches hors texte..... **9** fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées (*suite*), par L. Lavialle 65

De l'évolution de l'appareil conducteur dans le genre *Kalanchoe*, par A. Dauphiné 153

Le goudronnage des routes et son action sur la végétation avoisinante, par C. L. Gatin 166

Sur le développement des formations médullaires des *Greenovia*, par R. Hamet 253

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Planche I. — Rosier. — Seringat.

Figures dans le texte 23 à 97. — Structure de l'ovaire et du fruit des Composées.

Figures dans le texte 1 à 15. — Structure des *Kalanchoe*.

Figures dans le texte 1 à 12. — Effets du goudronnage des routes sur la végétation.

15938-11. — Corbeil. Imprimerie Crété.

88e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XV. Nos 5 et 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XV. — Nos 5 et 6.

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain

1912

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en Mai 1912.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

---

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1883).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1883 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.
22 volumes ..... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger, ... 30 fr.

SUR L'OUVERTURE
DES FRUITS INDÉHISCENTS,
A LA GERMINATION

Par A. JOXE

INTRODUCTION

De nombreux travaux ont été consacrés à la description, à l'étude anatomique et à la classification des fruits. Celle-ci s'appuie d'une façon toute spéciale sur la présence, les modalités ou le défaut d'un caractère : la *déhiscence*. Certains fruits s'ouvrent à leur maturité et laissent échapper leurs graines : ce sont les *fruits déhiscents*. Les autres ne s'ouvrent pas quand ils sont mûrs : ce sont les *fruits indéhiscents*.

Un fruit indéhiscent peut être le résultat de la transformation d'un pistil total, pluricarpellaire, à carpelles soudés (Noyer, Groseillier) ; ou de chaque carpelle indépendant d'un pistil pluricarpellaire dialycarpellaire (Renoncule) ; ou bien il peut provenir de la fragmentation d'un fruit total en articles (*Raphanus*, Labiées). Certains fruits indéhiscents, les *baies*, sont entièrement charnus : leurs graines sont libérées par la désagrégation, de quelque manière que ce soit, de la pulpe péricarpique ; d'autres, comme les fruits des *Galium*, des *Chenopodium*, ont un péricarpe très mince que la dessiccation détruit à maturité ou que la graine déchire en achevant sa croissance ; je n'étudie pas ces deux sortes de fruits. D'autres enfin, bien plus nombreux, ont dans leur péricarpe une couche scléreuse plus ou moins développée : ce sont les *akènes* et les *drupes*. Pour ceux-ci, la dissémination des graines se fait par la chute même des fruits mûrs ; la partie parenchymateuse du péricarpe peut se désagréger, mais la couche scléreuse persiste,

L 26 1912

les graines y restent incluses, et les embryons ne se libèrent des péricarpes qu'à la germination. Ces fruits indéhiscents, akènes ou drupes réduites à leurs noyaux, généralement monospermes, sont ceux qui doivent être étudiés ici.

Objet et méthode du présent Mémoire. — Plusieurs Mémoires, au premier rang desquels il faut citer ceux de Gregor Kraus (1) et de Leclerc du Sablon (2), ont été consacrés à la déhiscence vraie des fruits mûrs, à ses divers modes, à son déterminisme anatomique, à ses causes physiques ou physiologiques.

Par contre, cette sorte de déhiscence tardive qu'est la rupture du péricarpe scléreux, au moment de la germination, chez les fruits indéhiscents, a été presque complètement négligée. On s'accorde généralement à dire que sous les efforts du gonflement de la graine germant, le péricarpe se brise ou se déchire irrégulièrement. De rares auteurs, pour quelques cas isolés, signalent incidemment que l'ouverture se fait avec quelque régularité.

J'ai donc entrepris un travail d'ensemble sur ce point négligé de la biologie des plantes à fleurs. Le nombre des sujets d'étude étant considérable, je suis resté dans les limites de la Flore française, sauf pour quelques observations portant sur des fruits de plantes étrangères communément cultivées.

Le sujet se prêtait peu à la conception d'un plan à grandes divisions s'enchaînant logiquement. J'ai cru devoir adopter un mode d'étude des fruits par familles naturelles. Cette méthode, outre qu'elle est simple et rationnelle, permet d'établir des comparaisons entre les sous-groupes d'une même famille, ainsi qu'entre les conclusions partielles résumant l'étude de chacune des familles.

Pour chaque famille, parfois pour chaque tribu dans une même famille ou pour chacune des séries que mes observations me conduisaient à y découper, j'ai porté mon attention sur quatre questions principales :

(1) Gregor Kraus, Über den Bau trockner Pericarpien (*Jahrbücher für wiss. Botanik*, V, 1867).

(2) Leclerc du Sablon, Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec (*Ann. des Sc. nat., Botanique*, 6e série, XVII, 1884).

1° Quel est le *mode d'ouverture*? J'ai dû observer, pour une même espèce végétale, de nombreuses germinations d'akènes ou de noyaux. Sur ce point, des descriptions assez rares ont été publiées, çà et là, par quelques auteurs : on en trouvera l'indication en lieu opportun.

2° Quel est le *mécanisme de l'ouverture*? La cause efficiente est-elle mécanique, physique ou chimique?

3° Quel est le *déterminisme anatomique* des lignes d'ouverture? Autrement dit : y a-t-il des modifications de structure permettant la rupture suivant des lignes déterminées? — Ici encore, quelques observations isolées ont été publiées.

4° Enfin, j'ai été amené, à la suite de quelques observations très nettes, particulièrement sur les fruits des Crucifères et des Rosacées, à me demander s'il n'y avait pas, pour tous les cas, un *déterminisme morphologique* de la position des lignes d'ouverture; en d'autres termes, si des dispositions morphologiques des carpelles n'influaient pas sur leur structure et par conséquent sur le mode de rupture du péricarpe. J'ai été ainsi conduit à sortir du cadre où je voulais d'abord me tenir, pour reprendre parfois l'étude des fruits déhiscents, et pour étendre à ces fruits les conclusions auxquelles j'étais arrivé pour les fruits indéhiscents.

Des conclusions générales résumeront, à la fin du présent Mémoire, mes réponses à ces quatre ordres de questions.

JUGLANDACÉES

Juglans regia.

Description du fruit. — Le fruit du Noyer est une drupe, provenant d'un ovaire à deux carpelles ouverts concrescents entre eux ainsi qu'avec les quatre sépales et les bractées du périgone. La chair (brou) se fend irrégulièrement et se détache à maturité, découvrant le noyau bien connu sous le nom de *noix*. La noix présente une surface extérieure mamelonnée, sillonnée par des empreintes de faisceaux libéro-ligneux. Le long de deux méridiens opposés, correspondant aux nervures médianes des carpelles, se voient deux bourrelets creusés chacun d'une gouttière, logement d'une nervure médiane. Au sommet, le noyau s'atténue en une pointe courte aplatie, présentant sur chaque face une échancrure marquant la ligne d'adhérence des bords carpellaires, effacée partout ailleurs.

La surface interne du noyau est recouverte par un tissu mou, subéreux, formant des saillies irrégulières, cloisons partielles qui s'enfoncent dans les anfractuosités de la surface de la graine. Celle-ci contient un embryon à radicule supère.

Germination, ouverture du noyau. — A la germination, qui est hypogée, le noyau s'ouvre par deux fentes suivant les gouttières médio-dorsales. Ces fentes commencent au sommet du fruit, par lequel sort la radicule, qui dans sa croissance a fait l'effet d'un coin. Puis elles se continuent dans toute l'étendue du noyau, qui se divise ainsi en deux valves sous la poussée des cotylédons gonflés. Ce mode d'ouverture mérite donc bien le nom de *déhiscence passive* appliqué par Leclerc du Sablon à l'ouverture, avant maturité, du fruit du Fusain, par accroissement rapide des graines. Cette déhiscence passive, précoce dans le Fusain, est ici tardive; elle est *loculicide*.

Modifications structurales aux lignes de déhiscence. — Tandis que partout ailleurs la paroi du noyau se compose de tissu scléreux typique, il y a, dans chaque région d'ouverture, une lame de cellules étroites, à 4-6 assises, traversant radialement toute l'épaisseur du noyau; ses éléments, un peu allongés

dans le sens du méridien, ont des membranes restées cellulosiques. La pression interne croissante de la graine en germination a facilement raison de la faible résistance de ces lames imprégnées d'eau. On sait d'ailleurs qu'il est aisé de séparer les deux valves d'une coque de noix au moyen d'une lame de couteau enfoncée à sa base, et à laquelle on imprime une légère torsion.

Développement et signification morphologique des lignes d'ou-

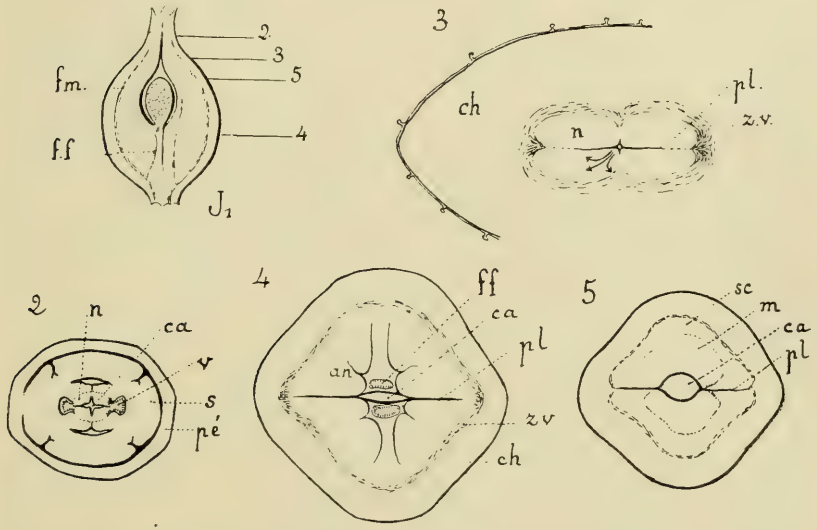


Fig. 1. — *Juglans regia.* — J_1, coupe longitudinale d'un fruit très jeune avec indication des coupes transversales successives ; *2*, coupe transversale du sommet du fruit ; *3*, coupe pratiquée un peu plus bas, plus fortement grossie ; *4*, coupe passant un peu au-dessous du milieu du fruit ; *5*, coupe passant vers le haut de la cavité du fruit. *ch*, chair du fruit ; *n*, futur noyau ; *ca*, cavité du fruit ; *pl*, pli carpellaire ; *zv*, zone vasculaire ; *v*, arc vasculaire ; *s*, sépales ; *pé*, périgone ; *ff*, faisceau funiculaire ; *fm*, faisceau médian ; *sc*, partie scléreuse ; *m*, partie molle de la zone karyogène ; *an*, anfractuosités de la partie molle.

verture. — a) *Structure d'un fruit jeune.* — 1) Une coupe longitudinale (fig. 1, J_1), faite dans un fruit très jeune de 2 centimètres de long environ, suivant le plan d'accolement des deux carpelles, montre une graine ovoïde, très petite (5 millimètres de long), entourée d'une cavité un peu plus grande qu'elle creusée seulement, en apparence, dans la moitié supérieure du fruit. En réalité, la cavité du fruit se prolonge, vers le haut et vers le bas, en une fente verticale étroite, perpendiculaire au plan de la coupe.

2) Une coupe transversale (fig. 1, 2) faite vers la base du style montre chacun des deux carpelles replié en dedans, le long de sa ligne médiane, en un Y très peu ouvert. Les deux carpelles sont soudés aux sépales par leurs faces dorsales, et indépendants d'eux par leurs bords, concrescents entre eux. Les sépales eux-mêmes sont concrescents entre eux, et soudés au périgone. Le système libéro-ligneux du carpelle forme une bande presque continue, en U.

A ce niveau, la cavité du fruit a, sur la coupe, la forme d'une étoile à quatre branches, revêtue d'un épiderme interne nettement visible. Les deux branches de l'étoile correspondant aux plis carpellaires se prolongent extérieurement, vers la concavité de l'arc fasciculaire, par une bande de cellules radialement orientée, qui représente les épidermes internes accolés de deux demi-carpelles venus au contact, flanqués des assises hypodermiques les plus voisines. Entre le fond du repli épidermique et le bord ligneux fasciculaire, les quelques assises de cellules du parenchyme, comprimées latéralement par la plicature, se sont orientées en un éventail serré.

3) Une coupe pratiquée un peu plus bas (fig. 1, *3*), montre une soudure complète des carpelles avec les sépales et les bractées ; le massif cellulaire qui deviendra le noyau est nettement délimité. Sa section a un contour elliptique un peu étranglé au milieu (échancrures du sommet du noyau signalées plus haut). Il est entouré d'une zone vasculaire, puis de la chair, à la formation de laquelle participent presque exclusivement les sépales et le périgone.

La cavité du noyau se réduit à une étroite fente suivant le grand axe de l'ellipse, et allant d'une ligne médiane carpellaire à l'autre, dilatée seulement à son milieu en un petit espace quadrangulaire. La bande de cellules radialement orientée se suit très facilement, à chacun des bouts de cette fente et l'on peut voir que si le tissu du futur noyau est épais de part et d'autre de cette bande, il est au contraire très mince à ses deux extrémités.

4) A la base du fruit, les deux carpelles, repliés, soudés intimement par leurs bords, ne laissent entre eux qu'une cavité fictive, reconnaissable sur la coupe transversale à une bande

de petites cellules allant d'une nervure médiane à l'autre (fig. 1, *4*). Un peu plus haut, les faisceaux funiculaires, *ff*, à orientation inverse, se détachent des faisceaux marginaux et se rapprochent de l'axe du fruit, jusqu'à s'y toucher, tout en restant unis aux placentas par une fausse cloison parenchymateuse contre laquelle, de chaque côté, se moule en se plissant le tissu interne des parois carpellaires : de là des anfractuosités, *an*, dans lesquelles s'introduiront plus tard les lobes des cotylédons de la graine croissante. Ces deux fausses cloisons s'effacent au-dessus du milieu du fruit, après détachement d'un funicule, qui passe dans la graine unique, et épuisement de l'autre.

5) Une dernière coupe (fig. 1, *5*) faite à travers la cavité séminale montre un massif karyogène presque circulaire, avec deux saillies aux lignes médianes dorsales. La cavité du fruit est étroite, elliptique, atténuée en angles aigus aux extrémités, où elle est prolongée, par l'étroite bande radiale déjà mentionnée, à travers le tissu du futur noyau.

En résumé, dans un fruit très jeune, la cavité, apparemment ellipsoïde, se prolonge vers l'extérieur, tout le long d'un méridien, par une fente virtuelle, résultant d'une plicature de chaque carpelle, en dedans, le long de sa nervure médiane. Sur les deux faces de cette cavité ainsi rétrécie sur son pourtour, le tissu du futur noyau est très épais ; il est très mince sur le pourtour lui-même.

b) *Maturation du fruit.* — A mesure que la graine se développe, les deux angles de la cavité s'ouvrent, se prolongent à travers la lame radiale qui se fend en son milieu ; ainsi peu à peu la cavité du fruit s'accroît et se circularise. A mesure que s'accentuent les lobes cotylédonaires, ils s'enfoncent dans les anfractuosités de la zone interne, d'où des fausses cloisons incomplètes. Cette zone interne restera molle et se desséchera à maturité (*5*, *m.*) La zone externe seule se sclérifiera (*5*, *sc*).

La sclérification, qui se fait en direction générale de haut en bas, commence, à un niveau déterminé, par la face interne du bord de chaque carpelle. Elle s'irradie ensuite en éventail vers la surface externe (fig. 1, *3*). Le tissu karyogène se transforme ainsi peu à peu en éléments pierreux isodiamétriques,

parfois occupés par des oursins d'oxalate. La mince bande radiale, qui en quelque sorte prolonge la zone interne molle, étire en fibres longitudinales ses cellules étroites ; ces fibres ne se sclérifient pas, ou se sclérifient extrêmement peu : dans des coupes faites à travers des noix mûres, elles sont colorées en rose après traitement par le vert d'iode-carmin.

Rarement, la noix s'ouvre à la germination par 3 valves. Il y a dans ce cas exceptionnellement trois carpelles. Les explications précédentes s'étendent d'ailleurs complètement à ce cas particulier.

Autres Juglandacées.

J'ai fait des observations identiques sur le *Juglans nigra*. Les seules différences portent sur une grande minceur de la lame de déhiscence, et sur sa légère sclérification à maturité. Chez les *Pterocarya*, le processus général est le même, et les éléments de la lame radiale sont aussi lignifiés à maturité.

Conclusions sur les Juglandacées. — En résumé, à la germination, le noyau des Juglandacées présente une ligne d'ouverture le long de chacune des nervures médianes carpellaires : il montre une *déhiscence passive loculicide.*

Ce mode d'ouverture est déterminé par la présence d'une lame de faible résistance traversant toute l'épaisseur du noyau. Cette lame représente simplement, pour sa partie interne, la plus grande, la double lame épidermique du fond d'un pli carpellaire médian, doublée d'une ou deux assises hypodermiques ; sa partie externe, moins importante, provient de l'orientation en éventail des cellules du parenchyme placées contre le bord de ce pli, et gênées dans leur développement. En un mot, le *noyau s'ouvre le long de deux plis carpellaires médians.*

CORYLACÉES

Corylus Avellana.

Description du fruit. — Le fruit (Noisette) provient d'un ovaire infère à deux carpelles fermés, soudés. C'est un akène

ovoïde, plus ou moins allongé. Le sommet est occupé par une légère dépression ovale, bordée d'un bourrelet représentant le bord libre du calice, et relevée en son centre d'un bombement, sommet véritable du fruit. L'akène s'aplatit en coin dans sa partie supérieure, qui montre ainsi deux saillies anguleuses latérales correspondant aux nervures médianes des carpelles et s'effaçant plus ou moins loin du sommet. La base, soudée avant la maturité avec la cupule, montre une large cicatrice d'attache entourée d'un bourrelet saillant sur le pourtour interne duquel pénètrent les faisceaux libéro-ligneux de la paroi du fruit.

L'akène mûr est uniloculaire ; il contient ordinairement une seule graine exalbuminée, dont la radicule place sa pointe exactement sous le sommet du péricarpe.

Germination. — A la germination, qui a lieu à l'automne ou au printemps suivant la maturité, et est hypogée, le péricarpe s'ouvre par une fente très nette qui, commencée au sommet suivant le grand diamètre de la dépression ovale, se continue le long des angles latéraux et le fait éclater en deux valves égales ; celles-ci s'écartent l'une de l'autre et laissent l'embryon entièrement libre.

Il s'agit donc encore ici, comme dans le Noyer, d'une *déhiscence passive loculicide* : la cause en est identique.

Dispositions anatomiques qui favorisent la rupture du péricarpe. — La cavité du fruit, dont la section transversale est vers le milieu un ovale très arrondi, s'atténue peu à peu vers le sommet de telle façon que ses deux faces se rapprochent progressivement par leurs bords, ne laissant dans l'axe qu'un petit canal conique dont le sommet est virtuellement ouvert sous la base parfois persistante des stigmates. La pointe de la radicule est engagée dans ce canal. La simple observation des bords des valves du péricarpe ouvert montre que l'épaisseur est très faible dans cette région tandis qu'elle croît progressivement vers le milieu de la valve ; et que ce bord est creusé d'une gouttière longitudinale, logement du faisceau libéro-ligneux médian du carpelle. De plus, la paroi du fruit subit en cette région fissile de légères modifications. Elle est constituée par une zone interne de cellules scléreuses à parois irréguliè-

rement sinueuses, et par une zone externe de petits éléments scléreux isodiamétriques renfermant de nombreux faisceaux. Le long des lignes d'ouverture les cellules internes sont plus étroites, plus serrées, surtout au contact du faisceau médian du carpelle, qui y est en partie enchâssé ; les petites cellules externes s'allongent elles-mêmes un peu dans le plan de fente.

Ces dispositions expliquent déjà suffisamment le mode d'ouverture du fruit ; l'étude brève de son développement l'éclairera encore davantage.

Déterminisme morphologique des lignes d'ouverture. — Une

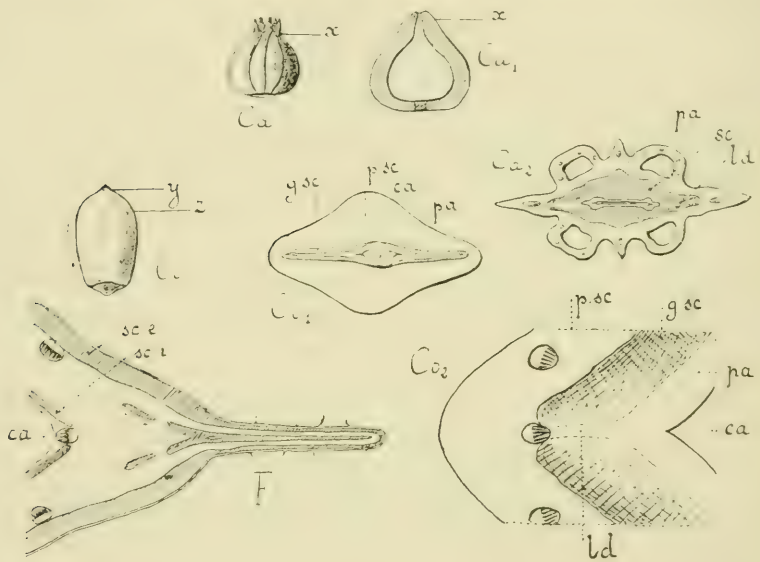


Fig. 2. — *Ca*, fruit de *Carpinus Betulus* : Ca_1, coupe longitudinale du même ; Ca_2, coupe transversale au sommet ; *pa*, parenchyme ; *sc*, tissu scléreux ; *ld* ligne de déhiscence. — *Co*, fruit de *Corylus Avellana* ; Co_1, coupe suivant *y* ; Co_2, coupe suivant *z* ; *ca*, cavité du fruit ; *pa*, parenchyme ; *p. sc*, petites cellules scléreuses ; *g. sc*, grosses cellules scléreuses ; *ld*, ligne de déhiscence. — F, fruit de *Fagus silvatica*, coupe transversale d'un angle, un peu au-dessous du sommet ; *ca*, cavité du fruit ; *sc. e*, *sc. i*, sclérenchyme externe et sclérenchyme interne.

coupe transversale (Co_1, fig. 2) faite au sommet d'un fruit très jeune montre que les deux carpelles sont repliés en dedans le long de leur nervure médiane, les deux faces internes de chaque pli venant en contact, sauf vers l'axe, où se trouvent deux petites cavités ovales séparées par une cloison molle.

2) (Co_2, fig. 2) Plus bas, les cavités sont plus larges ; la paroi

plus épaisse se divise en deux zones : l'interne est un tissu blanc, mou, l'externe plus dense se sclérifiera seule. Chaque loge renferme un ovule, parfois plusieurs. Un seul de tous ces ovules se développera en graine, rarement deux ; à mesure disparaît le tissu spongieux, ainsi que la cloison. Pendant ce grossissement de la graine les angles des carpelles repliés s'ouvrent peu à peu, et une grande partie de la cavité circularise son pourtour. Seul le sommet en reste plus ou moins rétréci sur ses bords, comme nous l'avons vu, jusque dans le fruit mûr.

La marche de la sclérification du péricarpe se fait en direction générale basipète ; quelques assises seulement de la base d'attache sur la cupule restent parenchymateuses, et permettent à la maturité la chute de l'akène. Pour chaque valve, la différenciation gagne peu à peu les bords (*Co*, fig. 2). Le long des plis médians il se produit ainsi un retard de sclérification, qui permet au diamètre du fruit de s'accroître pendant quelque temps; mais, en ces endroits, les éléments cellulaires, resserrés, au moins au début, par la plicature, sont gênés dans leur développement et restent plus étroits, plus allongés, et moins lignifiés.

Carpinus Betulus.

Le fruit du Charme (*Ca*, fig. 2) a de grandes analogies avec celui du Coudrier ; il est plus aplati ; les dents du calice sont très distinctes au sommet. L'ouverture à la germination se fait, comme dans la noisette, par séparation de deux valves le long des lignes médianes dorsales, et par suite de dispositions anatomiques analogues. Ici, la zone externe du fruit reste parenchymateuse, et se détruit rapidement sur le sol, laissant une sorte de noyau. La marche de la sclérification de ce noyau et la chute du fruit donneraient lieu aux mêmes observations que pour la noisette. Le reploiement des carpelles y reste très accentué jusqu'à la maturité.

L'*Ostrya carpinifolia* rappelle beaucoup le Charme.

CASTANÉACÉES

Fagus silvatica.

Les akènes ou *faines* renfermés au nombre de deux dans une cupule sont pyramidaux, à trois angles très aigus et aplatis même en ailes dans la moitié supérieure du fruit : leur sommet est couronné par l'extrémité libre des six sépales soudés pour le reste avec l'ovaire. Celui-ci est formé de trois carpelles. A la base de la colonne stylaire, chaque carpelle est replié le long de sa nervure médiane, de façon à rapprocher jusqu'au contact les épidermes internes de ses deux moitiés ; il s'unit bord à bord avec les deux carpelles voisins. Dans cette partie du fruit, chaque carpelle n'est pas individuellement fermé, et la loge unique du fruit est, en section, une sorte de fente étoilée à trois branches.

A ce niveau, la paroi du fruit se compose d'une zone sclé-reuse superficielle, qui se prolonge en s'amincissant sur les deux faces de chaque aile et dérive surtout des tissus calicinaux ; — d'une zone moyenne parenchymateuse à sclérification faible, renfermant des faisceaux, — et d'une zone interne sclé-reuse séparée de l'épiderme interne par quelques assises de parenchyme. Cette assise interne présente aux angles de la cavité un retard de la sclérification, et une orientation des éléments suivant le plan radial.

A un millimètre au-dessous du sommet, chaque carpelle dirige radialement ses bords vers l'axe, les soude l'un avec l'autre et avec les bords des carpelles voisins. Le fruit devient alors triloculaire, chaque loge renfermant deux ovules. La couche scléreuse externe garde à ce niveau la même importance ; elle s'épaissit même ; mais la couche interne s'interrompt aux angles, et n'a plus que peu d'importance (*F*, fig. 2).

A l'inverse de ce qui se passe dans le fruit du Charme, la paroi dure du fruit provient donc surtout ici des tissus calicinaux.

La marche de la sclérification se fait comme dans les fruits précédents ; et les dispositions structurales que nous avons

décrites nous permettent de comprendre pourquoi, à la germination, qui a lieu au printemps suivant la maturité, la rupture se fait encore par des fentes qui, partant du sommet, suivent peu à peu les angles du fruit, surtout deux d'entre eux, pendant le déplissement des cotylédons épigés.

Les fruits des Chênes et des Châtaigniers ont un péricarpe parcheminé à la surface duquel il est ordinairement impossible de retrouver des angles rappelant les plis carpellaires initiaux. Aussi, leurs parois se déchirent-elles le plus souvent, à partir du sommet, d'une façon irrégulière, sauf dans quelques Châtaignes triangulaires, qui rappellent un peu les faînes.

BÉTULACÉES

Betula alba.

Description du fruit et germination. — Le fruit provient d'un ovaire libre à deux carpelles repliés en dedans le long de leur nervure médiane, fermés et concrescents. C'est un akène aplati, dont les bords, correspondant aux nervures médianes, sont prolongés en ailes minces. Des deux ovules, un par loge, de l'ovaire, un seul se transforme en une graine ; la pointe de la radicule est placée sous la base persistante du style.

Sous l'influence de la pression croissante de la graine, le péricarpe s'ouvre à partir du sommet par deux fentes qui suivent les nervures médianes.

Déterminisme des lignes d'ouverture. — La paroi du fruit (B_2, fig. 3) comprend à maturité une zone externe parenchymateuse peu épaisse dont l'épiderme se prolonge presque seul pour former les ailes ; et une zone interne scléreuse à cellules isodiamétriques, continue en face de la cloison ; sur la face interne de la cavité subsistent des vestiges d'un parenchyme interne disparu.

Les faisceaux médians des carpelles, placés dans la zone parenchymateuse externe sont un peu enfoncés dans la zone scléreuse. Celle-ci, à cette place, a ses cellules un peu allongées dans le sens de l'axe, avec des membranes plus

minces. Ces deux particularités déterminent un amincissement du sclérocarpe, provenant encore ici d'une plicature carpellaire.

Les fruits des Aunes donneraient lieu à des descriptions analogues : la zone scléreuse interne est même complètement interrompue contre les faisceaux médians (*A*, fig. 3) ; par contre, sous l'épiderme externe se trouve un hypoderme à

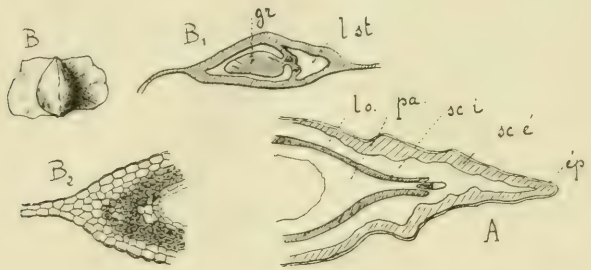


Fig. 3. — *Bétulacées.* — *B*, Fruit de *Betula alba* ; B_1, coupe transversale du même ; B_2, coupe plus grossie d'un des angles. — *A*, coupe d'un angle d'un fruit d'*Alnus glutinosa* ; *lo*, loge ; *pa*, parenchyme ; *sc. i*, *sc. é*, sclérenchyme ; *ép*, épiderme.

grosses cellules ponctuées, légèrement sclérifiées, qui se prolonge en s'amincissant dans des ailes plus épaisses que celles du fruit de Bouleau.

MYRICACÉES

Myrica Gale.

Le fruit du *Myrica Gale* (*M*, M_1, fig. 4) est un akène drupacé flanqué de deux bractées charnues libres au sommet. Il dérive, comme celui des Juglandacées, de deux carpelles ouverts et concrescents.

La structure du fruit mûr rappelle celle du fruit du *Betula alba*. Contre le faisceau médiocarpellaire, la zone scléreuse, qui partout ailleurs est formée de sclérites canaliculées isodiamétriques, se compose de fibres longitudinales à section très étroite et à cavité linéaire (M_2, fig. 4).

L'ouverture du fruit se fait comme dans les Bétulacées et pour les mêmes causes.

Conclusions communes aux Juglandacées, Corylacées, Castanéacées, Bétulacées et Myricacées. — En résumé, dans ces cinq familles, le mode d'ouverture du fruit à la germination, quand il est régulier, est le même : *c'est une déhiscence passive loculicide. Elle est déterminée par un reploiement en dedans de chaque carpelle le long de sa nervure médiane.* Le pli ainsi formé, qui persiste plus ou moins dans le fruit mûr (*Juglans*, *Corylus*...), se traduit dans tous les cas par un retard de sclérification, ou par des variations de structure ou d'orientation des éléments de la zone sclréuse.

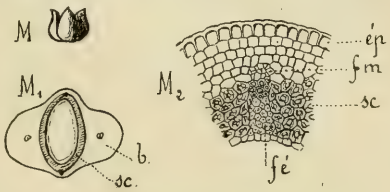


Fig. 4. — *Myricacées.* — *M*, fruit de *Myrica Gale* : M_1, coupe transversale : *b*, bractée ; M_2, structure de la ligne de déhiscence ; *ép*, épiderme; *fm*, faisceau médian ; *sc*, tissu scléreux ; *fé*, fibres étroites.

Si l'on se rappelle que les Salicacées ont des fruits capsulaires à déhiscence loculicide, on voit qu'au point de vue très particulier qui m'occupe, et sans que je veuille en tirer des conclusions exagérées, il y a un rapprochement curieux à faire entre ces familles résultant du morcellement de l'ancienne grande famille des Amentacées.

POLYGONACÉES

Genre **Rumex.**

Description du fruit et germination. — Le fruit du *Rumex crispus* est un akène triquètre, provenant d'un ovaire à trois carpelles ouverts, repliés en dedans le long de leur nervure médiane, et concrescents par leurs bords. Il renferme une seule graine exalbuminée, dont la radicule place sa pointe sous le sommet du fruit. La rupture du péricarpe, lors de la germination, commence au sommet de l'akène : il se fend le long des trois angles, et les fissures se prolongent en moyenne jusqu'au quart de leur longueur, inégalement. L'une d'elles se prolonge souvent jusqu'à la moitié de la hauteur du fruit. Les cotylédons sortent facilement par l'ouverture étoilée ainsi faite.

Raisons anatomiques de l'ouverture. — La cause physiologique de la rupture du péricarpe est évidemment ici encore le gonflement de la plantule croissante. La position des fentes coïncide avec la répartition de lignes de faible structure.

La paroi du fruit, à maturité, ne se compose plus guère que de l'épiderme externe ; les tissus plus profonds, parenchymateux, ont été écrasés par suite de la croissance de la graine pendant la maturation.

Sur la section transversale, les cellules épidermiques des

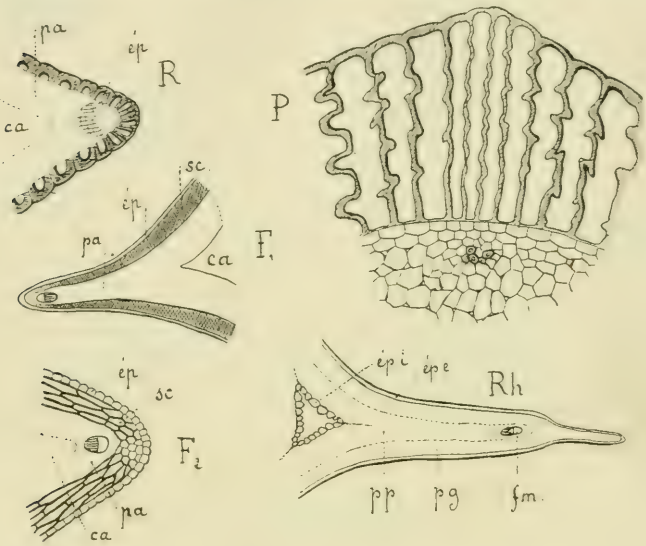


Fig. 5. — *Polygonacées.* — *R*, coupe d'un angle d'un fruit de *Rumex crispus* ; *ca*, cavité du fruit ; *pa*, parenchyme ; *ép*, épiderme. — *P*, coupe d'un angle d'un fruit de *Polygonum*. F_1, coupe transversale d'un angle d'akène de *Fagopyrum esculentum*. F^2, détails d'une coupe analogue : *ép*, épiderme ; *pa*, parenchyme ; *sc*, tissu scléreux ; *ca*, cavité. — *Rh*, coupe transversale de l'angle d'un akène de *Rhœum*, *ép.e*, *ép. i*, épidermes ; *p.p*, *p.g*, parenchymes à petites ou grosses cellules

faces du fruit sont sensiblement carrées (*R*, fig. 5). Leurs membranes externes et latérales sont fortement épaissies et lignifiées, la membrane interne reste mince : ces éléments prennent ainsi la forme de cloches à ouverture tournée vers le centre du fruit. De plus, les épaississements latéraux, comme l'a montré Kraus (1), sont onduleux de telle sorte que la cavité, vue extérieurement, est étoilée. Aux angles, les cellules sont

(1) Gregor Kraus, *loc. cit*, 1867.

un peu plus allongées radialement, plus étroites, leurs membranes sont moins épaisses et les ondulations latérales, comme l'indique Kraus, font défaut. Signalons enfin que la sclérification les frappe tardivement. Ces particularités tiennent sans doute ici encore à la gêne apportée dans le développement des cellules des angles par la plicature.

Observations presque identiques pour d'autres espèces : *R. conglomeratus*, *R. pulcher*, *R. Acetosella*, *R. Acetosa*,...

Genre **Polygonum.**

Les fruits des *Polygonum* sont tantôt triquètres, tantôt aplatis et à deux angles. Ces deux formes de fruits se rencontrent simultanément dans certaines espèces : *P. Persicaria*, *P. Hydropiper*,... La forme triquètre s'observe seule dans les *P. aviculare*, *P. Convolvulus*,... la forme aplatie dans le *P. orientale*. Cette variation vient de ce que tantôt l'ovaire se compose de trois carpelles ouverts, concrescents aux bords, pliés le long de leurs nervures médianes, tantôt de deux seulement.

La germination des fruits se fait comme pour ceux du genre *Rumex*. Les raisons anatomiques de la position des fentes de rupture du péricarpe sont aussi du même ordre. Le sclérocarpe (*P*, fig. 5) n'est constitué que par l'épiderme dont les cellules sont allongées normalement à la surface externe, et munies sur leurs faces latérales de replis saillant fortement à leur intérieur ; aux angles, les cellules sont plus étroites, à parois plus minces, à peine ondulées.

Sous-genre **Fagopyrum.**

Le fruit du *Fagopyrum vulgare* ou Sarrasin est bien connu. Sa description et l'étude morphologique de sa germination ont été reprises avec détails, tout récemment, par M. Miège (1). Il s'ouvre par trois fentes qui commencent au sommet, et s'étendent plus ou moins loin le long des angles.

Kraus (2), qui a décrit le premier la structure du péricarpe

(1) Em. Miège, Recherches sur les principales espèces de *Fagopyrum* (*Thèse de doctorat d'Université*, Paris 1910).

(2) Kraus, *loc. cit.*

dans cette espèce, a esquissé les variations qu'elle subit aux angles. Sa description sur ce point a besoin d'être complétée et précisée, et même quelque peu modifiée.

L'épiderme externe (F_1, F_2, fig. 5) a sur les faces de l'akène des cellules plates, larges, à membranes minces; elles deviennent plus petites aux angles. L'hypoderme forme la couche scléreuse du péricarpe; elle comprend, au milieu des faces, plusieurs assises de cellules scléreuses allongées transversalement. Vers les angles, le nombre des assises diminue, leur largeur devient plus faible; elles s'orientent peu à peu longitudinalement. Au sommet du fruit, le nombre des assises de fibres verticales n'est plus aux angles que d'une ou deux; la sclérification y est moins poussée, et ces angles s'accentuent beaucoup.

En résumé, les modifications structurales aux angles, qui facilitent la rupture du péricarpe, sont dues à des plicatures carpellaires qui, très nettes encore à maturité dans la partie supérieure de l'akène, s'effacent un peu à sa base par suite du développement de la graine.

Genre **Rhœum.**

Les fruits des Rhubarbes (*Rh. palmatum*, *Rh. Ribes*....) sont toujours des akènes trigones dont les angles sont aplatis en larges ailes. Leur constitution morphologique est la même que dans les autres genres de Polygonacées; mais ici s'observe normalement, dans le fruit mûr, une disposition qui n'est qu'indiquée chez ceux-là. C'est l'*acropylie*, c'est-à-dire la non-fermeture du fruit mûr à son sommet; aussi la sortie de la radicule, supère comme dans les autres Polygonacées, est-elle facile lors de la germination. L'ouverture triangulaire du sommet s'accroît ensuite facilement par la délamination médiane des angles et des ailes, facilitée par la composition anatomique des parois (*Rh.* fig. 5). L'épiderme externe seul est sclérifié; sous l'épiderme se trouvent deux assises de grosses cellules à membranes ponctuées, légèrement lignifiées; au-dessous, un parenchyme mou à petites cellules entourant la cavité du fruit, circularisée par le développement de la graine, se prolonge dans les angles dont

il forme la zone moyenne. Les ailes sont seulement constituées par l'épiderme et l'hypoderme à cellules très réduites.

Conclusions relatives aux Polygonacées. — En résumé, les akènes de toutes les Polygonacées s'ouvrent, à la germination, de la même manière : *ils ont une déhiscence loculicide passive.* La radicule, placée sous le sommet du fruit souvent incomplètement clos, commence par sa croissance la rupture du péricarpe, le long des angles ; l'épanouissement des cotylédons la prolonge ensuite plus ou moins loin. Les angles résultent d'*un reploiement en dedans de chaque carpelle le long de sa nervure médiane ; ce reploiement se traduit par un affaiblissement de la structure le long du pli* (moindre lignification, orientation des éléments...).

URTICACÉES

Sous-Famille des URTICÉES

Germination des fruits. — Les espèces indigènes du genre *Urtica* (*U. dioica*, *U. urens*, *U. pilulifera*) ont pour fruits de petits akènes oblongs lancéolés, aplatis, à bords angulaires, finement alvéolés sur les deux faces ; au sommet, une petite saillie représente la base persistante du style. Le fruit des *Parietaria* est assez analogue, mais lisse et d'un noir luisant. Chez toutes ces plantes, l'akène est uniloculaire, uniséminé ; l'embryon est droit, pendant, la pointe de sa radicule est placée sous le sommet du fruit.

Le pistil des Urticées comprend typiquement deux carpelles fermés et concrescents, mais l'un d'eux avorte complètement : le fruit est donc pratiquement monocarpellaire.

A la germination, le péricarpe s'ouvre, à partir du sommet, en deux fentes qui suivent les angles du fruit : la *déhiscence est à la fois loculicide et suturale.*

Chez les Orties, c'est la radicule qui en s'accroissant commence l'ouverture ; le gonflement et l'écartement des cotylédons la continuent. Dans la Pariétaire, le fruit est déjà fendu sur les trois quarts de sa longueur que rien encore n'en est sorti : c'est donc

le gonflement global de l'embryon qui fait éclater le péricarpe. Le sommet de la graine fait alors saillie sous forme d'un sac blanchâtre que perce peu après la pointe de la radicule (*P*, fig. 6).

Préparation anatomique de la rupture. — Le péricarpe, très mince, ne présente qu'une assise scléreuse, contiguë à l'épiderme interne, et dont les cellules sont épaissies en cloches à ouverture interne (*U*, fig. 6). Aux angles, 1-3 cellules sont plus étroites que les autres, moins lignifiées, à lignification plus

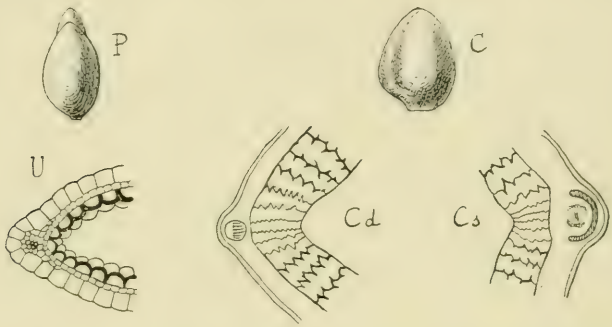


Fig. 6. — *P*, fruit germant de *Parietaria*. *U*, Coupe transversale d'un akène d'*Urtica urens*. *C*, akène de *Cannabis sativa* ; *Cd*, coupe de la région dorsale ; *Cs*, coupe de la région suturale.

tardive. Les cellules de l'épiderme interne y sont aussi plus petites. En face, se trouve un faisceau très réduit. Ces caractères indiquent nettement une sorte d'écrasement des éléments par plicature du carpelle le long de sa nervure médiane, et aussi le long de la suture, après complète adhérence de celle-ci.

Sous-Famille des CANNABINÉES

Germination du fruit. — Le Chanvre (*Cannabis sativa*) et les Houblons ont des akènes plus bombés que ceux des Orties; chaque bord présente une carène nette, légèrement ailée dans les Houblons. L'embryon est courbe ; la radicule longe la carène correspondant au faisceau médian de l'unique carpelle développé, et place sa pointe sous le sommet du fruit (*C*, fig. 6).

A la germination, le péricarpe s'ouvre par une fente qui, commencée au sommet, suit le bord radiculaire ; puis une

seconde fente partant du sommet suit la carène suturale. Ces deux fentes gagnent peu à peu la base du fruit, entourée d'un bourrelet coriace : les deux valves restent adhérentes à leur base, et l'embryon s'en libère totalement par redressement de sa tigelle.

Pendant cette ouverture, les deux carènes, réunies au sommet et à la base, se détachent du reste du fruit, à la façon d'un anneau méridien : elles renferment les faisceaux dorsaux et ventraux.

En somme, nous avons ici encore une *déhiscence à la fois loculicide et suturale*, comme dans les Urticées ; elle se fait en deux temps successifs, comme dans le genre *Urtica*.

Dispositions structurales. — La structure du péricarpe rappelle celle des *Urtica* ; les tissus sont, cependant, plus épais. Les faisceaux, en particulier, sont plus développés ; le faisceau ventral ne représente pas seulement l'union des faisceaux marginaux du carpelle développé, mais il s'y ajoute le système libéro-ligneux du carpelle atrophié, représenté ici par son stigmate.

L'assise scléreuse est formée de cellules allongées radialement, à membranes extrêmement plissées, ce qui rend leurs parois anfractueuses (*Cd*, *Cs*, fig. 6). Aux angles, pour les 3-5 rangées qui longent les lignes d'ouverture, les plissements sont très réduits, presque disparus ; les membranes y sont moins épaissies, et leur lignification est plus tardive. Ce contraste, très net surtout dans les fruits des *Humulus*, doit être attribué aux mêmes causes que pour les Urticées.

Sous-Famille des ARTOCARPÉES

Les fruits du *Ficus Carica* et des autres figuiers sont, comme on sait, de petites drupes attachées à la face interne d'une bouteille charnue formée par la concrescence des rameaux florifères.

Le noyau de chaque drupe, un peu variable de forme suivant les variétés (figues vertes, figues violettes...), est ovoïde à grand axe transversal, aplati latéralement, avec une légère carène bordante, aboutissant en bas à un ombilic où sont groupées les

ouvertures d'entrée des faisceaux, et en haut à un apicule à peine distinct.

D'un côté, la carène est très nette, c'est le côté dorsal. De l'autre, elle l'est moins, c'est le côté sutural : elle paraît creusée d'une faible gouttière linéaire, où se loge en partie le complexe fasciculaire dont nous avons parlé à propos des Cannabinées.

L'ouverture du noyau se fait le long de la carène. Sa structure et les modifications qu'elle subit rappellent ce que nous avons trouvé dans les *Humulus*.

Sous-Famille des MORÉES

Le noyau des drupes agrégées des Mûriers (*Morus alba*, *M. nigra*) rappelle celui des Figuiers, mais il est triédrique, son grand axe est vertical, et il est rétréci à la base où s'observent les entrées des faisceaux ainsi qu'une saillie dorsale marquant la pointe de la radicule. De cette saillie part une petite carène qui rejoint le sommet faiblement apiculé et qui descend le long de l'autre bord en s'atténuant (ligne suturale). De chaque côté de la ligne suturale se voit un sillon, à peine indiqué chez les Ficus.

A la germination, sous la poussée de la radicule, le noyau se fend d'abord nettement à partir de la base en suivant le bord caréné jusqu'au sommet. Une déchirure secondaire, plus irrégulière, gagne le sommet en suivant l'un des sillons latéraux de la face suturale. Les deux valves du péricarpe se détachent et libèrent complètement l'embryon.

La structure du noyau est semblable à celle des Ficus, mais le pli sutural est presque effacé, sans doute à cause de la forme triédrique prise par les noyaux grâce à la compression des drupes dans le fruit composé.

Sous-Famille des CELTIDÉES

Les fruits des *Celtis* (*C. australis* et *occidentalis*), sont des drupes ayant un noyau globuleux, osseux, à surface couverte de saillies réticulées (*C*, fig. 7).

La base en est marquée par une cicatrice (C_1, fig. 7) où se voient des orifices d'entrée de faisceaux, le sommet par une faible pointe. De la base montent vers le sommet deux légères crêtes méridiennes diamétralement opposées. L'une, nettement aiguë, correspondant à la ligne médiane du seul carpelle développé. L'autre présente un léger sillon linéaire médian et n'est bien visible que sur les trois quarts inférieurs du noyau (C_1, fig. 7); elle reçoit dans ce sillon une partie du complexe vasculaire sutural; c'est sous son extrémité inférieure qu'est placée la pointe de la radicule d'un embryon très replié.

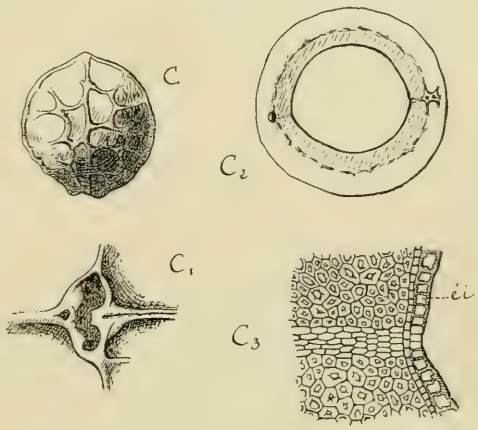


Fig. 7. — C, noyau de la drupe de *Celtis australis* ; C_1, détails de sa base; C_2, coupe transversale : C_3, structure de la ligne dorsale de déhiscence : *ei*, épiderme interne (demi maturité).

A la germination, une fissure commençant au point d'appui de la pointe radiculaire suit le sillon linéaire ventral; elle traverse la cicatrice basilaire et gagne la côte dorsale qu'elle suit à son tour. Le noyau se brise ainsi en deux valves égales qui laissent libre l'embryon.

Dispositions structurales. — Le noyau, très épais, comprend : l'épiderme interne à cellules scléreuses, canaliculées, un peu allongées en direction radiale; une assise de petites cellules touchant l'épiderme ; enfin une zone d'une quinzaine d'assises de cellules scléreuses canaliculées, assez grandes.

Le long des deux lignes d'ouverture, des modifications se présentent (C_2, C_3, fig. 7). Les cellules de l'épiderme interne sont plus basses, à membranes moins fortement épaissies, plus tardivement lignifiées. Du côté de la nervure médiane, le sclérenchyme de la zone externe forme, sur la coupe transversale, une traînée radiale très nette d'éléments plus étroits, plus allongés radialement, à membranes plus minces et plus tardivement lignifiées. Cette traînée, plus large à son extrémité interne

(5-6 cellules), est étroite à son extrémité externe, contre le faisceau (2-3 cellules). Une disposition analogue, mais bien moins nette, s'observe dans l'autre région d'ouverture.

Ces particularités de structure, comparables à celles que nous avons trouvées dans les groupes précédents d'Urticacées, et plus nettes encore que dans ceux-ci, marquent de nouveau ici la présence d'une plicature double, restée visible au sommet du fruit, où la cavité s'aplatit jusqu'à être laminaire, reconnaissable dans le tiers supérieur à deux angles rentrants de la paroi, mais effacée presque complètement dans le reste du fruit par la circularisation de la cavité.

Sous-Famille des ULMÉES

Les Ormes ont des fruits aplatis, ailés (samares) ; leur péricarpe est presque entièrement parenchymateux, l'épiderme interne seul présentant un léger épaississement de ses membranes. La radicule, qui est supère, perce facilement le sommet du péricarpe, et la déchirure se prolonge le long des deux angles pour la libération des cotylédons.

Conclusions relatives aux Urticacées. — En résumé, *dans tous les groupes d'Urticacées, la couche scléreuse de l'akène ou du noyau, dérivant d'un seul carpelle fermé, replié le long de sa nervure médiane et aplati le long de sa suture, s'ouvre, à la germination, par deux fentes, l'une suturale, l'autre loculicide.* Exception doit être faite pour le noyau des Mûriers, dont le pli sutural s'efface de bonne heure. *Ces deux fentes sont préparées par l'existence de deux lignes de faible résistance, à éléments plus petits, à sclérification tardive et faible.*

Des différences secondaires s'observent dans la situation du point initial de rupture, qui dépend de la position de la radicule. La rupture commence au sommet du fruit dans les Urticées, les Ulmées, les Cannabinées, où la radicule est supère ; à sa base dans les Celtidées, les Morées, où la radicule est infère.

CHÉNOPODIACÉES

Les fruits des *Salicornia*, *Salsola*, *Chenopodium*, *Atriplex*, ont un péricarpe mince, sans assise scléreuse, qui vers la maturité se dessèche et se déchire irrégulièrement, mettant les graines en liberté.

Les fruits dans les genres *Beta* et *Spinacia* possèdent au contraire un sclérocarpe, et nous intéressent seuls.

Genre **Beta.**

Les faits sont les mêmes dans les diverses variétés de l'espèce *Beta vulgaris*.

Description du fruit et germination. — Le fruit est un

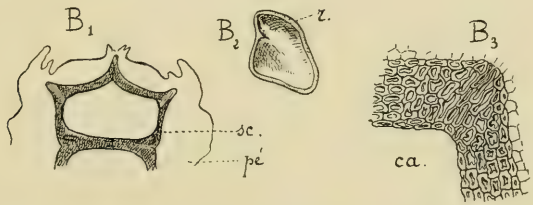


Fig. 8. — B_1, coupe axiale d'un fruit de *Beta maritima* : *sc*, sclérenchyme ; *pé* périgone. B_2, opercule vu par la face interne : *r*, place de la radicule. B_3, détail de la structure de la ligne de déhiscence.

akène osseux uniloculaire, uniséminé, provenant d'un ovaire à deux carpelles ouverts et concrescents, semi-infère. Sa base est enveloppée par un anneau charnu d'origine calicinale. Souvent plusieurs fruits se soudent par leur anneau basilaire. Le dessin d'une coupe axiale du fruit rappelle celui d'une marmite munie de son couvercle (B_1, fig. 8). Celui-ci porte en son milieu les restes de la base des styles ; comme il est mentionné dans Engler et Prantl (1), il se détache facilement sous une faible pression, après quelque temps de macération du fruit dans l'eau.

A la germination, le fruit s'ouvre exactement de cette façon. L'embryon est, comme on sait, enroulé autour de l'albumen ;

(1) Volkens in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III.

sa radicule a sa pointe placée contre un point du bord du couvercle (B_2, fig. 8) ; en croissant, elle en soulève un coin. Puis l'effort des cotylédons le rejette complètement de côté. Il reste ainsi une sorte de boîte, à pourtour triangulaire arrondi, dont les bords sont coupés obliquement de dehors en dedans.

Déterminisme anatomique de l'ouverture. — La paroi du fruit, décrite par Kraus (1), comporte de l'intérieur à l'extérieur un épiderme presque complètement détruit dans le fruit mûr, puis une zone scléreuse à plusieurs assises, puis un parenchyme à parois minces recouvert par l'épiderme externe.

Les cellules de la couche scléreuse sont petites, légèrement allongées dans la direction tangentielle, à parois ondulées. Mais, suivant la ligne d'ouverture, elles sont plus longues, (B_3, fig. 8), et se placent, sur quatre à cinq rangées, radialement, parallèlement à la surface de séparation ; de plus, leurs parois sont plus simples, et, tandis que les autres éléments scléreux sont remplis de cristaux d'oxalate de calcium, elles n'en renferment pas.

La forme surbaissée du fruit, qui est comme écrasé, la présence d'un angle prononcé de sa cavité, suivant le pourtour du couvercle, l'orientation et la plus faible lignification des cellules de la région de rupture semblent indiquer qu'*il s'est produit dans la paroi du fruit une plicature circulaire.*

En tout cas, on peut rapprocher cette déhiscence passive du fruit de *Beta*, de celle qu'on observe à maturité dans les fruits de plusieurs Amarantacées (*Achyranthes*, *Amarantus*,...), où Guéguen (2) a observé une répartition différente, mais assez comparable, de l'oxalate.

Genre **Spinacia.**

Le fruit de l'Épinard (*Spinacia oleracea*) est ovoï-conique, comprimé, souvent hérissé, dans sa moitié inférieure, de mamelons ou de tubercules pointus.

L'ouverture se fait ordinairement, mais sans régularité, à

(1) Kraus, *loc. cit.*

(2) F. Guéguen, Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames (*Thèse de Paris*, 1901).

partir du sommet, le long des lignes médianes des deux faces du fruit, marquées par une nervure un peu saillante.

La couche scléreuse ne montre aucune disposition facilitant une ouverture régulière. Elle se compose de fibres disposées en deux zones ; l'interne à 1-2 assises de fibres méridiennes, l'externe à plusieurs assises de fibres tangentielles ou obliques. Cette dernière appartient aux tissus calicinaux, dont l'adhérence aux carpelles est complète.

Résumé relatif aux Chénopodiacées. — En résumé, les Chénopodiacées ne montrent aucune homogénéité dans la structure de leurs fruits ni dans l'ouverture à la germination. Seul, le genre *Beta* est intéressant par sa déhiscence pyxidaire qui paraît due à un écrasement ou à une plicature circulaire du péricarpe.

COMPOSÉES LIGULIFLORES

Le fruit est toujours un akène allongé surmonté d'une aigrette ; il provient d'un ovaire à deux carpelles ouverts, adhérant dans toute sa hauteur aux pièces florales externes. La structure du péricarpe y est donc complexe. L'embryon de la graine unique est toujours dressé ; la pointe de sa radicule infère s'appuie toujours contre la base du fruit. La germination, toujours très facile, s'obtient quelques jours après la chute du fruit mûr.

Première série : Type *Leontodon autumnalis.*

L'akène est surmonté d'une aigrette rousse sessile, à poils plumeux (*L*, fig. 9). Cinq légers sillons longitudinaux, également espacés, en marquent la surface, d'un bout à l'autre. Ils séparent cinq plages égales, ridées en travers ; les rides sont légèrement épineuses dans le tiers supérieur. Quand la graine germe, la radicule perce la base d'attache de l'akène, et fait éclater le péricarpe, à partir de ce point, le long de quelques-uns des cinq sillons longitudinaux. Une des fentes ainsi produites, voisine de la ligne d'accolement de deux bords cotylé-

donaires, se prolonge plus que les autres, qui restent ordinairement courtes ; elle atteint souvent la base de l'aigrette, et c'est par elle que se dégagent les cotylédons.

Des coupes transversales faites dans des fruits arrivés à maturité presque complète nous montrent les dispositions structurales suivantes. A la base même, où la cavité du fruit ne se prolonge pas, sa paroi est essentiellement parenchymateuse. Un peu plus haut (L_1, fig. 9) se différencient cinq cordons de fibres

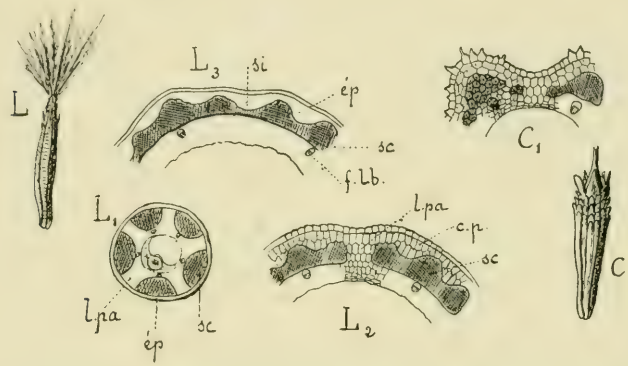


Fig. 9. — *L*, fruit de *Leontodon autumnalis* montrant les sillons le long desquels se font les fentes d'ouverture ; L_1, coupe transversale à la base du même ; L_2, coupe vers le tiers inférieur ; L_3, coupe vers le milieu : *ép*, épiderme externe ; *sc*, sclérenchyme ; *l. pa*, lames parenchymateuses ; *si*, sillon ; *cp*, cellules ponctuées. *C*, fruit de *Chondrilla juncea* dépourvu de son aigrette ; C_1, portion de coupe transversale du même.

scléreuses, touchant extérieurement à l'épiderme, intérieurement à une zone parenchymateuse entourant la cavité. Ces cinq cordons fibreux correspondent aux cinq plages externes du fruit ; contre leur face interne, est appliqué un petit faisceau libéro-ligneux. Ils sont séparés par cinq lames radiales plus étroites, à éléments parenchymateux serrés radialement, correspondant aux cinq sillons superficiels. Jusqu'au second tiers du fruit, cette structure persiste, mais chaque cordon fibreux se trilobe sur sa face extérieure, et entre l'épiderme et lui apparaît une assise (deux aux intervalles des lobes) de cellules ponctuées (L_2, fig. 9). Plus haut encore, les faces internes des cordons se relient l'une à l'autre, à travers les lames radiales parenchymateuses, par un pont d'une ou deux assises de fibres, qui formera ainsi à maturité le fond du sillon contre

lequel les cellules plus externes, restées minces, viennent se ratatiner par dessiccation (L_3).

Chaque sillon, le long duquel peut se former une fente de déhiscence, est donc une région de faible résistance, à différenciation tardive et incomplète. La description précédente donne d'ailleurs la marche, en direction générale basipète, de cette différenciation. Elle s'arrête à une petite distance de la base d'attache de l'akène, attache qui se brise facilement à maturité.

Les fruits du *Chondrilla juncea* (C, C_1, fig. 9), ceux d'*Hypochœris glabra* et *H. radicata*, qui ont des aigrettes pédicellées ou sessiles, offrent des germinations et des structures analogues. La trilobation des cordons de sclérenchyme y est, dès la base, nettement marquée, et les cinq plages externes, séparées par des sillons très nets, sont divisées chacune en trois côtes secondaires.

Le *Thrincia hirta* a deux sortes de fruits : ceux du centre, à aigrette pédicellée, ont une symétrie axiale, et leur surface est divisée en cinq côtes saillantes, trilobées à leur tour et séparées par cinq sillons ; ceux de la périphérie, à aigrette sessile, sont incurvés, un peu déformés. La structure et le mode d'ouverture de ces deux sortes de fruits sont identiques à ce que nous avons décrit plus haut.

Il en est de même dans le *Picris hieracioides*, où les sillons externes sont peu visibles ; dans l'*Helminthia echioides*, où ils sont complètement effacés ; dans le *Cichorium Intybus*, dont les fruits, surmontés d'une couronne écailleuse et pressés mutuellement dans l'involucre pendant leur maturation, acquièrent des angles qui n'ont aucun rapport de position avec les lignes de déhiscence.

Dans les Épervières (*Hieracium murorum*, *Pilosella*, *sabaudum*,...) (H, H_1, H_2, fig. 10) le péricarpe forme, le long des cinq lignes d'ouverture, des plis saillants qui lui donnent un contour pentagonal. La couche scléreuse, en contact direct avec l'épiderme externe, a une seule assise aux angles, mais s'épaissit au milieu des faces, contre les faisceaux libéro-ligneux. A la base, elle se réduit à cinq cordons, comme dans les genres précédents.

Enfin, dans les genres Salsifis, Scorzonère, Podosperme, l'ouverture se fait aussi le long des cinq angles, occupés par les lames de faible structure traversant une zone scléreuse épaisse. Sur le milieu des faces, cette zone est profondément entamée par une lame radiale incomplète de parenchyme, dont la dessiccation fait naître sur le fruit mûr cinq sillons que l'on aurait pu *a priori* prendre pour les lignes de déhiscence.

Deuxième série : Type *Sonchus oleraceus.*

L'akène du *Laiteron* (*S*, fig. 10) est aplati, à bords minces. Sur chaque face on remarque trois lignes longitudinales de

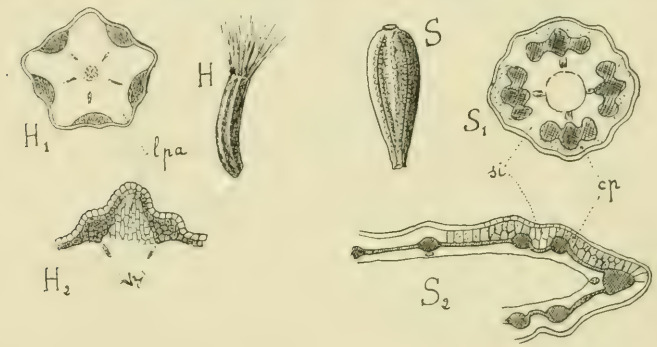


Fig. 10. — *H*, fruit de *Hieracium murorum* ; H_1 coupe transversale à sa base ; H_2, coupe vers son milieu : *l.pa*, lames parenchymateuses. *S*, fruit de *Sonchus asper*, sans son aigrette ; S_1, coupe vers la base ; S_2, coupe vers le milieu : *si*, sillons ; *cp*, cellules ponctuées.

petites granulations : la ligne médiane est à une seule rangée, les latérales à deux rangées séparées par un sillon étroit très visible. Les quatre plages ainsi délimitées par les bords et les rangées de granulations sont striées en travers.

La sortie de la radicule, à la base du fruit, fait fendre le péricarpe le long des quatre sillons. Son recourbement géotropique prolonge les fentes le long des deux sillons de la face tournée vers le sol. Le développement des cotylédons, enfin, achève le détachement jusqu'au sommet de tout un panneau médian.

La couche scléreuse du fruit (S_1, S_2, fig. 10) ne montre ici que quatre bandes trilobées, séparées dans le tiers inférieur du

fruit par des lames non sclérifiées. Entre l'épiderme externe et elles, est une zone de 1-2 assises de cellules ponctuées. Contre leurs faces internes montent quatre faisceaux libéro-ligneux. Plus haut, ces quatre bandes se rejoignent par de minces ponts scléreux.

Les fruits d'autres Laiterons (*Sonchus asper*, *S. arvensis*) sont à peu près identiques.

Les akènes des Pissenlits sont moins aplatis, prolongés en bec ; mais ils offrent des caractères très semblables. Les quatre bandes scléreuses montrent chacune, au milieu du fruit, 5, 7 ou 9 noyaux de sclérification, qui convergent vers la base en se fusionnant : de là la légère erreur de Kraus (1), qui décrit la « Hartschicht » du *Taraxacum* comme morcelée en cordons isolés.

Les *Lactuca* et *Prenanthes* se rattachent à ce type, mais la soudure latérale précoce des bandes scléreuses, et leurs plissements irréguliers et multiples en rendent l'assimilation difficile.

Troisième série : Types aberrants.

Les fruits des *Crepis* ont à leur base cinq cordons fibreux isolés, auxquels sont accolés les faisceaux. Mais plus haut, dans les intervalles, se sclérifient cinq autres cordons bientôt égaux aux premiers ; parfois même d'autres cordons supplémentaires s'intercalent. Les fentes d'ouverture, commencées à la base, suivent alors un des intervalles parenchymateux de la zone scléreuse restée fragmentée.

Les fruits du *Barkhausia taraxacifolia* ont les mêmes caractères. Ceux du *B. fœtida* sont de deux sortes. Les akènes du centre (B_1, fig. 11) ont la structure décrite pour les *Crepis* ; ceux de la périphérie (B_2, fig. 11), à bec plus court, ont à la base cette même structure, mais plus haut les cordons scléreux de la moitié externe du fruit se soudent en une couche continue, sans amincissements.

L'irrégularité complète devient la règle dans le fruit de *Lampsana communis*. Le péricarpe très jeune offre encore à sa base cinq faisceaux libéro-ligneux qui, partant du centre, se dirigent radialement vers cinq cordons de sclérenchyme, et s'y

(1) Kraus, *loc. cit.*

appliquent (L_1, fig. 11). Mais entre ces cordons normaux s'en forment d'autres, assez irrégulièrement (une vingtaine, d'où vingt côtes environ au fruit), qui se groupent et se soudent latéralement sans aucune règle, laissant çà et là des solutions de continuité de la zone scléreuse utilisées à la germination (L_2, fig. 11).

Enfin, le *Scolymus hispanicus* se distingue nettement des autres formes. L'akène (S_1, fig. 11) est ovale, aplati, sans aigrette, enveloppé presque complètement dans une bractée

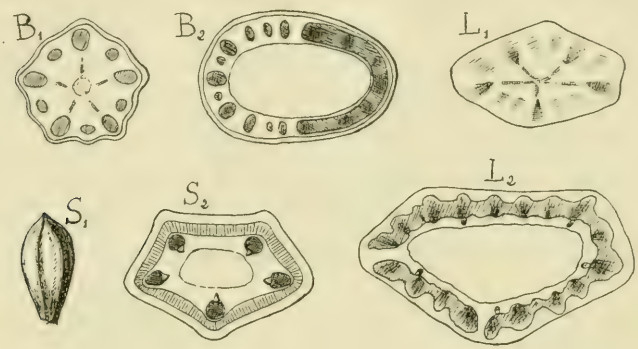


Fig. 11. — *Barkhausia fœtida* : B_1, coupe d'un fruit central; B_2, coupe d'un fruit périphérique. *Lampsana vulgaris* : L_1, coupe vers la base; L_2, coupe transversale vers le milieu de l'akène. *Scolymus hispanicus* : S_1 akène mûr; S_2 coupe transversale au tiers inférieur.

repliée. Sa face externe, bombée, présente deux nervures saillantes, la face ventrale une seule ; les bords forment eux mêmes deux côtes saillantes.

Le fruit, à la germination, s'ouvre, à partir de la base, par deux fentes, le long des bords. Une petite échancrure supplémentaire se forme parfois sur l'une des autres nervures.

La couche scléreuse (S_2, fig. 11) continue, sous-épidermique, est formée de plusieurs assises de cellules volumineuses allongées radialement, à bandes d'épaississement réticulées, grillagées. Les côtes superficielles correspondent à des replis saillants de cette couche : le long de ces replis elle est moins épaisse. Dans les angles internes, sont les cinq faisceaux libéro-ligneux flanqués dorsalement de gros cordons fibreux, équivalents des bandes scléreuses signalées dans les fruits de la première série.

Le développement de la zone à cellules réticulées empêche l'ouverture régulière entre ces cordons.

Conclusions relatives aux Composées Liguliflores. — Dans la grande majorité des cas, l'ouverture à la germination de l'akène des Composées Liguliflores, qui commence toujours à la base, se fait suivant des lignes longitudinales, souvent décelées à l'extérieur par d'étroits sillons, et correspondant à des régions d'interruption ou tout au moins de retard dans la sclérification de la couche dure du péricarpe. Ces lignes séparent des bandes scléreuses ordinairement au nombre de cinq contre lesquelles sont appliqués intérieurement les faisceaux libéro-ligneux du péricarpe. La position de ces bandes indique qu'elles ne tirent pas leur origine des parois carpellaires, mais des verticilles externes, probablement des sépales. La disparition presque totale, à maturité, des tissus mous intérieurs à la zone scléreuse fait que le fruit des Composées Liguliflores, comme probablement celui de presque toutes les Composées, est en entier un faux fruit. La marche générale de la sclérification étant basipète, la chute de l'akène est déterminée par l'arrêt de cette sclérification tout près de la base d'attache.

COMPOSÉES TUBULIFLORES

Le fruit est toujours un akène surmonté d'une aigrette; l'embryon de la graine a sa radicule infère. La germination est facile à obtenir.

1. *Kentrophyllum lanatum.* — L'akène (*K*, fig. 12), surmonté d'une aigrette à soies inégales, est assez gros, tétragone, avec deux angles, l'un dorsal, l'autre ventral, plus saillants. La cicatrice d'attache sur le réceptacle est placée obliquement à la base de l'angle ventral; au-dessous d'elle, l'angle dorsal forme un talon courbe dans lequel est logée la radicule.

A la germination, le talon se fend sous la croissance de la radicule. La fissure se prolonge ensuite le long de l'angle dorsal, puis à travers la cicatrice gagne l'angle ventral, et se prolonge jusqu'au sommet. Les deux valves du fruit s'écartent pour

laisser sortir les cotylédons, auxquels elles sont opposées, et même se détachent complètement.

La paroi du péricarpe (K_1, fig. 12), au-dessus de la cicatrice, comprend, sous l'épiderme externe, une zone scléreuse composée de plusieurs assises de cellules à parois sinueuses, allongées dans le sens de l'axe, 3-5 fois plus longues que larges. Cette zone scléreuse est divisée dans son épaisseur, en deux lames, par une assise non lignifiée à contenu résineux. La lame externe, la plus épaisse, est vraisemblablement d'origine calicinale ; la lame interne provient peut-être des tissus carpellaires.

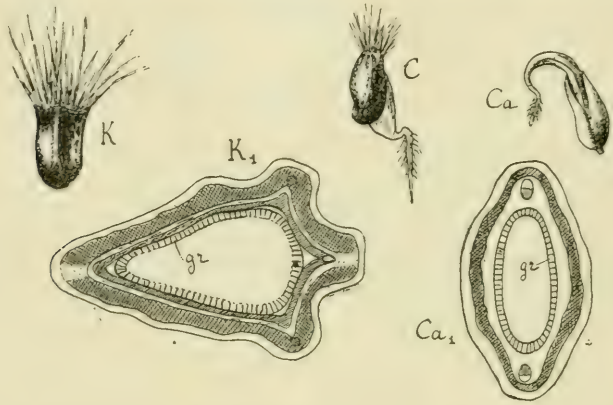


Fig. 12. — *K*, akène mûr de *Kentrophyllum lanatum* : K_1, coupe transversale au tiers inférieur, montrant la double zone scléreuse, et les retards de sclérification aux angles ; *gr*, épiderme scléreux des téguments séminaux. *C*, germination de l'akène de *Centaurea Cyanus*. *Ca*, germination de l'akène de *Carduus parviflous* ; Ca_1, coupe transversale de l'akène de ce dernier.

Elle touche dans le fruit mûr au tégument externe, scléreux, de la graine. Mais dans le cours du développement, plusieurs assises cellulaires internes de l'ovaire ont disparu. Au niveau de la cicatrice, la lame interne seule persiste.

La sclérification du péricarpe se fait en direction générale basipète. Mais, pour chaque face latérale, elle va de la ligne médiane aux angles saillants. Ceux-ci présentent ainsi un retard de lignification, plus sensible vers la base, et ont à la maturité des éléments moins résistants, et un peu plus étroits et allongés.

Ajoutons que l'ouverture du péricarpe se complique ici de la déchirure du tégument scléreux de la graine. Celle-ci est

rendue plus facile par un amincissement aux angles, la graine, moulée dans la cavité du fruit ayant pris sa forme.

2. *Carduus nutans*. — Les fruits des Chardons ont une forme assez analogue à celle de l'akène de *Kentrophyllum*, mais à arêtes moins accentuées. L'ouverture du fruit germant et la sortie de la plantule se font de façon analogue (*Ca*, fig 12).

La paroi du fruit (*Ca*, fig. 12) montre sous l'épiderme à forte cuticule une zone homogène d'étroites fibres longitudinales plus ou moins sclérifiées. Cette zone, très mince dans les *Carduus* ainsi que dans les genres *Cirsium*, *Centaurea* (*C*, fig. 12), *Serratula*, est assez épaisse dans les genres *Lappa*, *Onopordon*, *Carduncellus*. Le tégument externe de la graine, très épais et très sclérifié, bien qu'à une seule assise, devient le principal agent de protection ; l'ouverture à la germination en est plus importante que celle du péricarpe.

Conclusions relatives aux Composées Tubuliflores. — En résumé, la paroi de l'akène des Composées Tubuliflores ne constitue pas un fruit véritable : elle est (sauf peut-être dans le genre *Kentrophyllum*) presque entièrement calicinale. Elle contient une zone scléreuse continue qui s'ouvre le long de deux angles ou plis, l'un dorsal, l'autre ventral, dont un retard de sclérification fait des lignes de faible résistance.

COMPOSÉES RADIÉES

L'akène, dans les Radiées, est extrêmement variable de forme. La structure anatomique et partant le mode d'ouverture le sont aussi ; il y a parfois des différences considérables entre des genres voisins, et même entre des espèces du même genre. Nous ne pouvons donc songer à donner une idée complète de cette diversité, et nous n'étudierons que quelques types. Dans tous les cas, la radicule est infère.

1° Série des *Calendula*. — On sait que le Souci des champs (*Calendula arvensis*) porte, dans chaque capitule, trois sortes de fruits également fertiles. Les akènes du pourtour (*C*, fig. 13) sont allongés, trigones, à arête ventrale fortement incurvée vers le centre. La partie inférieure, plus large, renferme la

graine, la partie supérieure est atténuée en bec. La face dorsale, bombée, est bordée de chaque côté d'une rangée de tubercules épineux; sa ligne médiane est marquée d'un sillon bordé lui-même de deux autres lignes de saillies (*Cp*, fig 13). Les faces latérales, lisses, présentent elles aussi un sillon longitudinal médian, bordé par deux légers bourrelets; l'arête ventrale se prolonge à la base en un talon aminci.

En s'approchant du centre du capitule, on voit s'atténuer et disparaître le bec et les deux lignes dorsales de tubercules; les épines marginales s'aplatissent et s'unissent en deux ailes d'abord dentées, puis entières, larges et enroulées vers le centre (*Ci*, fig. 13); le talon mince se prolonge un peu plus haut le

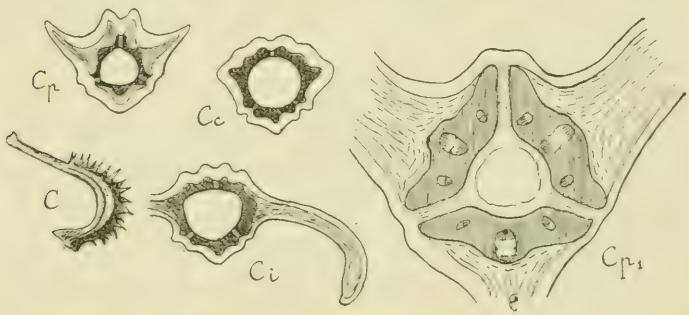


Fig. 13. — *C*, akène du pourtour de *Calendula arvensis* montrant une des faces latérales avec son sillon médian; *Cp*, coupe transversale d'un fruit du pourtour; *Cc*, coupe d'un fruit central; *Ci*, coupe d'un fruit intermédiaire montrant chacune la couche scléreuse avec ses trois zones faibles; Cp_1, coupe vers la base d'un fruit du pourtour, montrant les relations entre les faisceaux et la répartition du sclérenchyme.

long de l'arête ventrale. Les fruits intermédiaires prennent ainsi la forme de nacelles: les trois sillons médians des trois faces y restent nettement visibles.

Dans les fruits du centre, les prolongements latéraux disparaissent (*Cc*, fig. 13); la face extérieure devient fortement convexe et se couvre de mamelons. Les akènes les plus centraux prennent ainsi en rapprochant leur sommet de leur base la forme d'anneaux. On y retrouve nettement les trois sillons des faces. Lors de la germination, étudiée antérieurement par John Lubbock (1), la radicule sort par le milieu de la cicatrice

(1) Sir John Lubbock, *On Seedlings*, Londres, 1901.

basilaire d'attache; une fente ouvre le péricarpe le long du sillon dorsal, une seconde emprunte l'un des sillons latéraux, ordinairement celui de la face placée le plus en dessous; ces deux fentes se prolongent jusqu'au bec; une troisième plus courte suit parfois le troisième sillon. Une valve se trouve ainsi progressivement soulevée depuis la base, et la plantule se libère facilement du péricarpe.

Structure des fruits. — Sur une coupe transversale faite vers la base d'un fruit périphérique (Cp_1, fig. 13), la cavité, triangulaire arrondie, est entourée par trois îlots de sclérenchyme à fibres verticales enveloppant chacun un faisceau libéro-ligneux. Ces trois îlots sont séparés entre eux par trois bandes radiales d'éléments à membranes très peu lignifiées disposés sur quatre rangées régulières, lames suivant lesquelles se fait la déhiscence. La face externe de chaque îlot est flanquée d'un massif de fibres scléreuses larges et courtes, se projetant horizontalement dans les tubercules de la face externe. Le tout est entouré d'une mince couche de parenchyme que recouvre l'épiderme.

A un niveau plus élevé, le faisceau de chaque îlot scléreux se dédouble dans le sens radial, et donne latéralement deux faisceaux plus petits qui se placent chacun contre une des bandes radiales à cellules régulières. Celles-ci sont un peu plus sclérifiées; elles le sont complètement vers le milieu du fruit. De chaque côté d'elles, les faisceaux secondaires déterminent dans la couche scléreuse la production d'une saillie externe : les sillons extérieurs correspondant aux lames de faible résistance deviennent ainsi très nets sur le fruit desséché.

La marche générale de la sclérification se fait encore ici de haut en bas, et, s'arrêtant tout près de la surface d'insertion du fruit sur le réceptacle, permet et favorise la chute.

La structure des fruits centraux et intermédiaires, quelle que soit leur forme, est identique. Toutes les descriptions précédentes pourraient, sans y rien changer d'essentiel, s'appliquer aux fruits du *Calendula officinalis*.

2° Série des *Chrysanthemum*. — Le *Chrysanthemum segetum* a des fruits de deux sortes. Ceux du disque (Cc, fig. 14), provenant des fleurons, sont cylindriques ou légèrement

prismatiques; ceux de la périphérie (*Cp*, fig. 14), provenant des demi-fleurons, sont aplatis tangentiellement.

Les fruits du disque ont dix côtes saillantes, séparées par des sillons profonds. Quand ils germent, ils s'ouvrent à partir de la base, par deux fentes qui suivent exactement deux sillons diamétralement opposés, voisins des bords cotylédonaires rapprochés. Deux valves se séparent complètement. La paroi (C_1, fig. 14) contient une zone scléreuse sous-épidermique continue, plus mince au fond des sillons, où les éléments sont orientés radialement; vers la base, leur lignification est peu poussée, et leur sériation plus nette encore.

Les fruits du pourtour ont une structure analogue, mais

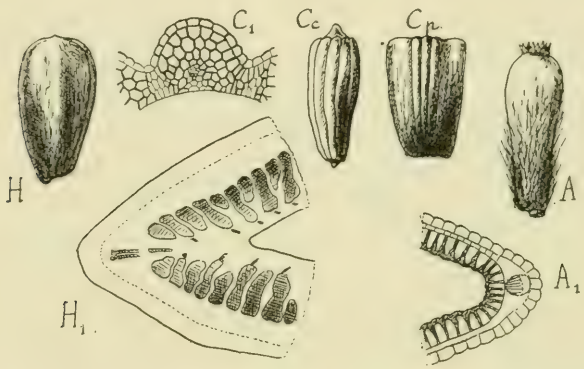


Fig. 14. — *H*, fruit d'*Helianthus annuus* : H_1, coupe tranversale de l'angle du même. *Chrysanthemum segetum* : *Cc*, akène de fleuron ; *Cp*, akène de demi-fleuron ; C_1, coupe transversale. *Aster sinensis* : *A*, fruit mûr ; A_1, coupe transversale.

déformée, et sur les bords se développent des appendices scléreux parfois aliformes, qui tantôt prolongent deux côtes opposées, tantôt empiètent sur deux ou trois côtes. L'ouverture du fruit se fait encore par deux sillons diamétralement opposés.

Dans les *Anthemis*, le retard de lignification est encore plus complet; les côtes seules sont sclérifiées.

Les *Senecio* se rapprochent des *Anthemis* : les fruits ont dix côtes à fibres scléreuses, séparées par des intervalles parenchymateux; ces côtes sont reliées par des fibres scléreuses disséminées sur le prolongement de leurs faces internes.

3° Série des *Helianthus*. — L'akène du Grand Soleil (*H. annuus*) est ovale allongé, atténué à sa base qui est terminée

par la cicatrice d'attache (*H*, fig. 14). Par compression mutuelle, les akènes d'un même capitule prennent un contour losangique, avec un bord, tourné vers le centre du capitule, plus mince que les autres. Ils s'ouvrent à partir de la base, par deux fentes qui suivent les angles aigus, celle du bord mince gagnant plus vite.

La structure du péricarpe a été presque complètement décrite par Gregor Kraus (1), sauf en ce qui concerne les modifications aux lignes d'ouverture. La couche scléreuse est formée de faisceaux de fibres séparés par des lames radiales étroites de parenchyme (H_1, fig. 14). Contre sa face interne se trouve une zone parenchymateuse renfermant de nombreux faisceaux conducteurs appliqués contre les cordons fibreux. Aux angles, par suite d'une gêne due au ploiement du péricarpe, les faisceaux fibreux sont plus étroits, leur sclérification est retardée, surtout à la base du fruit.

Dans les *Inula*, il y a de même un grand nombre de cordons scléreux (jusqu'à soixante dans l'*I. Helenium*), mais rien n'indique à la surface du fruit cylindrique la place des fentes d'ouverture.

Dans les *Dahlia*, les *Zinnia*, les *Bidens*, où l'aplatissement des akènes est tangentiel, les cordons fibreux s'unissent latéralement en plaques longitudinales; l'ouverture y est irrégulière.

4° Série des *Aster*. — Dans l'*Aster sinensis* (*A*, fig. 14) et d'autres *Aster*, dans le *Bellis perennis*, l'*Erigeron*, l'*Achillea*, le fruit, très petit, est ovoïde aplati, à deux carènes dorsale et ventrale, parfois légèrement ailées. Les fentes d'ouverture suivent ces deux lignes. La zone scléreuse se compose d'une seule assise de cellules prismatiques à membranes internes (*Aster sinensis*) ou externes (autres *Aster*, *Bellis*, *Erigeron*) plus fortement épaissies. Aux angles, les cellules sont plus petites, moins lignifiées (A_1, fig. 14).

Conclusions relatives aux Composées Radiées. — En résumé dans le grand groupe des Radiées, si homogène au point de vue de la morphologie externe, nous rencontrons une variation très

(1) G. Kraus, *loc. cit.*

grande du mode d'ouverture du fruit à la germination, correspondant à une grande diversité dans la structure.

Seuls, les *Calendula*, avec leurs trois lignes nettes de faible résistance en rapport avec la vascularisation, et à un degré moindre les *Helianthus* et les *Aster*, avec leurs retards de sclérification aux angles, montrent des dispositions favorisant vraiment une ouverture régulière. Au reste, chez toutes, l'ouverture commence toujours à la base du fruit, la radicule étant infère, et se continue par des fentes ou déchirures longitudinales.

VALÉRIANACÉES

Valerianella olitoria.

Description du fruit et germination. — Le fruit (*V*, fig. 15) est un akène ovoïde, légèrement comprimé, à trois loges dont deux stériles (V_2, fig. 15), provenant d'un ovaire infère à trois carpelles clos et concrescents. L'une des moitiés du fruit, correspondant à la loge fertile, est lisse à sa surface. L'autre présente une série de sillons et de côtes : elle correspond aux deux loges stériles.

Le fruit, à la germination, se sépare en deux valves à partir du sommet : les fentes séparatrices suivent sur chaque face du fruit les limites de ses deux parties, qui sont marquées par une nervure. Il apparaît ainsi une sorte de noyau lenticulaire (V_1, fig. 15) qui à son tour se fend, à partir du sommet, le long de ses bords aigus. La radicule apparaît au sommet ; les cotylédons, qui font face à chaque valve, sont facilement mis en liberté.

Structure du fruit. — Une coupe transversale faite au milieu du fruit, vers le temps de la maturité, montre la disposition des trois loges (V_2). La loge fertile seule est complètement entourée d'une enveloppe scléreuse (V_3), constituée par deux assises cellulaires : l'interne, à fibres longitudinales dont les membranes sont fortement épaissies et lignifiées, à sections carrées sur les deux valves, plus étroites et cunéiformes aux angles ; l'externe, à cellules en U ouvert vers l'extérieur. Du côté

externe se trouve un massif de grosses cellules subérifiées, séparé du sclérocarpe par une assise d'étroites cellules parenchymateuses qui se déchire lors de la germination. Quant aux deux loges stériles, elles sont séparées par une cloison purement parenchymateuse, et leur zone scléreuse, seulement développée sous l'épiderme des faces externes du fruit, ne se raccorde pas avec celle de la loge fertile. Une assise de petites cellules à parois

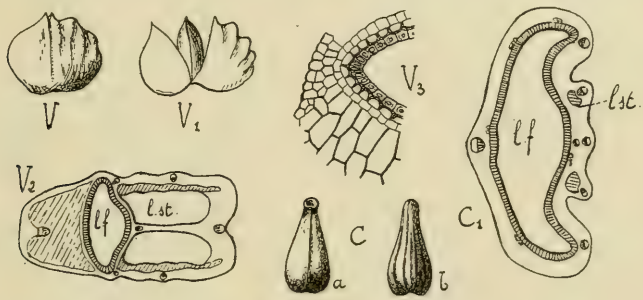


Fig. 15. — *Valerianella olitoria* : V, fruit mûr; V_1, fruit commençant à s'ouvrir; V_2, coupe transversale du fruit ; V_3, détail de la structure aux angles de la loge fertile ; *lf*, loge fertile; *lst*, loge stérile; *C*, fruit de *Valeriana rubra* : *a*, face dorsale, *b* face ventrale ; C_1, coupe transversale du même.

minces, continuant de ce côté celle de l'autre face de la loge fertile, l'en sépare; elle se déchire aussi à la germination. Le noyau scléreux de la loge fertile est ainsi isolé.

Valeriana rubra.

Ici, comme dans plusieurs autres Valérianes, le fruit (*C*, *a* et *b*, fig. 15) est aplati dans un plan perpendiculaire à celui de l'aplatissement du fruit des Valérianelles. Son origine morphologique est la même. Une face est lisse (loge fertile) avec une côte saillante (nervure médiane). L'autre est cannelée (loges stériles atrophiées). La cavité de la loge fertile est, sur la coupe transversale, recourbée en un croissant dont la convexité correspond au dos même de cette loge, et dont les angles s'appuient à des faisceaux conducteurs. La radicule est supère.

A la germination, la radicule apparaît au sommet : deux

fentes suivent les côtes latérales, c'est-à-dire les angles de la loge fertile.

La structure de la loge fertile est la même que dans la Valérianelle : la masse subéreuse dorsale n'est représentée cependant ici que par quelques cellules ponctuées isolées. Quant aux loges stériles, elles ne sont représentées que par deux massifs longitudinaux de cellules scléreuses flanqués chacun extérieurement d'un faisceau libéro-ligneux, placé de part et d'autre de la ligne médiane et déterminant, sur la face cannelée du fruit, deux saillies intermédiaires.

Conclusions relatives aux Valérianacées. — En résumé, *la loge fertile du fruit des Valérianacées s'ouvre suivant deux plis formés à quelque distance des bords carpellaires, le long de deux nervures.*

Les noyaux des Caprifoliacées drupacées (Viornes, Sureaux) s'ouvrent d'une façon analogue.

OLÉACÉES

J'ai étudié seulement dans cette famille les deux genres *Olea* et *Fraxinus*.

Olea europæa. — Le fruit de l'Olivier est une drupe, l'olive. Le noyau, très dur, est atténué à son extrémité supérieure en pointe aiguë un peu aplatie en bec (*O*, fig. 16). Les deux arêtes du bec se prolongent sur la surface du noyau par deux saillies longitudinales peu accentuées, creusées d'une légère gouttière où se loge partiellement la nervure médiane de chaque carpelle. Entre ces deux saillies, se voit sur chaque face une dépression correspondant aux bords de la surface de soudure des deux carpelles fermés concrescents constituant le pistil. Les deux loges (O_1), dont une ordinairement est stérile, sont séparées par une cloison courbe que le développement en graine de l'unique ovule persistant dans la loge fertile repousse dans l'autre loge. La radicule est supère.

Lors de la germination, le noyau se fend à partir du sommet le long des deux saillies longitudinales médianes : l'ouverture est donc loculicide.

La paroi du noyau, très épaisse, se compose de deux zones. La zone interne, dérivant de l'épiderme interne, est formée de fibres équatoriales courtes, à membranes épaisses, canaliculées ; la zone externe, plus épaisse, comprend des fibres plus courtes encore, enchevêtrées en tous sens. La première zone seule entre dans la constitution des deux faces de la cloison ; encore s'y amincit-elle au milieu. Dans les régions fissiles, les fibres de la zone externe s'allongent et s'orientent radialement, dans le plan

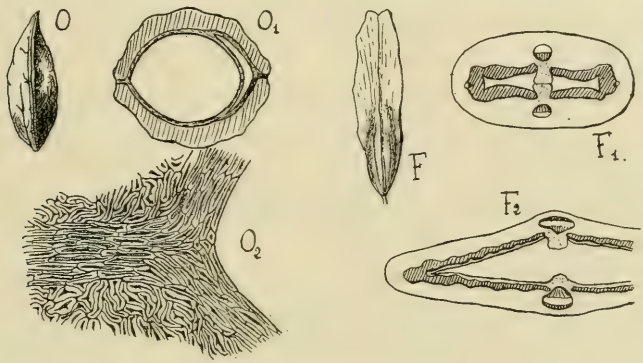


Fig. 16. — *Olea europæa* : *O*, noyau montrant la ligne d'ouverture ; O_1, coupe transversale du noyau ; O_2, détail de structure de la ligne d'ouverture. *Fraxinus excelsior* : *F*, samare ; F_1, coupe vers la base du fruit ; F_2, coupe pratiquée plus haut.

même des surfaces d'ouverture (O_2). Au bord interne de la lame ainsi formée, il y a passage insensible, de chaque côté, avec les éléments équatoriaux de la zone interne, de sorte qu'on pourrait considérer la lame radiale de déhiscence comme le résultat de la soudure des deux faces d'un pli. L'existence réelle de ce pli devient plus évidente quand la coupe transversale est faite vers le sommet du noyau.

Fraxinus excelsior. — Le fruit du Frêne est une samare allongée (*F*, fig. 16), dont l'aile coriace est échancrée au sommet. La cavité est ovoïde, et renferme ordinairement une seule graine à radicule supère. La cloison qui sépare les deux loges est molle, déplacée et souvent déchirée.

Quand le fruit mûr est humide, une légère torsion en détermine l'ouverture le long de la ligne médiane de chaque face. La plupart des fruits qui ont séjourné sur le sol présentent cette

déchirure, lorsque l'action du *Bacillus Amylobacter* s'est exercée sur les tissus superficiels.

Pour les fruits restés intacts, la germination se fait ainsi : la radicule se recourbe vers la face tournée vers le bas, et perce cette face en un point situé sur la ligne médiane. Puis, la fente s'accroît le long de cette ligne, et les cotylédons se libèrent par cette fente.

Le fruit du *Fraxinus Ornus*, à ailes plus étroites, présente les mêmes particularités. Dans les Frênes, après la fécondation, la face dorsale de chaque carpelle s'accroît considérablement, formant l'aile. Une zone scléreuse à fibres longitudinales, contiguë à l'épiderme interne, s'y développe. Elle est plus épaisse le long de l'aile (3-4 assises) et s'interrompt aux bords de la cloison, qui reste parenchymateuse (F_1, F_2).

En résumé, la déhiscence passive, à la germination, du noyau de l'*Olivier* est loculicide comme dans les fruits déhiscents de Lilas, de *Forsythia*. Dans les Frênes, la formation d'une aile coriace, due non à un repli de la paroi mais à un développement exagéré de la paroi dorsale, détermine la déhiscence passive septicide.

LABIÉES

Le fruit des Labiées se sépare, comme on sait, à la maturité, en quatre nucules ou akènes provenant chacun d'un demi-carpelle (souvent un nombre moindre, par avortement). Chaque akène renferme une seule graine.

La position de l'embryon, la constitution morphologique et la structure du fruit, et partant son mode d'ouverture à la germination, varient selon qu'on a affaire aux Labiées à style basal ou aux Labiées à style terminal.

LABIÉES à style terminal.

Description des akènes et germination. — Les akènes des *Ajuga* sont semi-ovoïdes. Leur face externe, libre, est très fortement bombée. Leur face interne (A_1, fig. 17) (surface d'at-

tache) est ovale, surélevée au milieu en une saillie elliptique allongée creusée d'une fossette étroite (pénétration du faisceau funiculaire) ; elle est circonscrite par un bourrelet irrégulier. L'un des côtés de ce bourrelet représente le bord extérieur de la surface d'attache de l'akène étudié, avec son congénère du même carpelle ; l'autre, le bord de la surface d'attache avec une moitié de l'autre carpelle. Le premier de ces bords est, sur la moitié de sa hauteur à partir de la base, nettement ourlé : la surface de l'ourlet est creusée d'une fente linéaire.

La cavité de l'akène est atténuée en angle vis-à-vis du

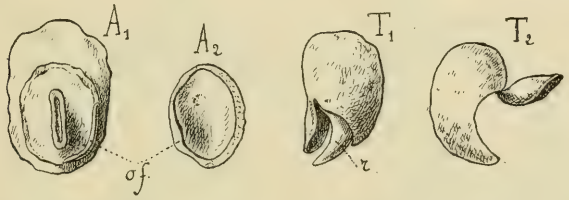


Fig. 17. — A_1, Akène d'*Ajuga* montrant la surface d'attache, avec sur son pourtour l'ourlet fissuré *of* ; A_2, opercule détaché, vu par sa face interne. T_1, T_2, deux akènes de *Teucrium* à des moments différents de la germination ; *r*, radicule.

bourrelet limitant la face interne. La pointe de la radicule est placée contre l'extrémité inférieure de l'ourlet fissuré. Quand la graine germe, la poussée de la radicule soulève, à partir de la base, un opercule circonscrit par une fente qui, empruntant la fissure de l'ourlet, se continue progressivement de chaque côté en suivant les bords de la surface d'attache. La plantule se dégage facilement par l'ouverture ovale résultant de la chute de l'opercule. Les bords de celui-ci, lisses et brillants le long de l'ourlet, sont finement granuleux partout ailleurs (A_2).

Les fruits des *Teucrium* offrent des dispositions analogues, avec des variations légères : fruit plus globuleux, surface d'attache plus petite, plus arrondie... (T_1, T_2, fig. 17).

Dans tous ces fruits, la couche scléreuse comprend l'épiderme interne mince et plusieurs assises profondes du parenchyme carpellaire. Les éléments de celles-ci sont orientés d'une façon quelconque, mais plutôt tangentiellement. Leurs parois sont très irrégulières. Une coupe transversale de la moitié inférieure de l'akène montre que cette couche scléreuse est

réellement fendue dans toute son épaisseur le long de la ligne médiane de l'ourlet; l'épiderme interne se continue sur les deux bords de cette fente. Sur le reste du pourtour de l'opercule, les éléments scléreux sont radialement orientés, à membranes moins irrégulièrement plissées, et moins lignifiées.

Relations entre l'ouverture du fruit et avec la constitution du pistil. — Dans les Labiées à style basal, comme l'a montré M. Van Tieghem (1) « chaque carpelle reploie ses bords l'un

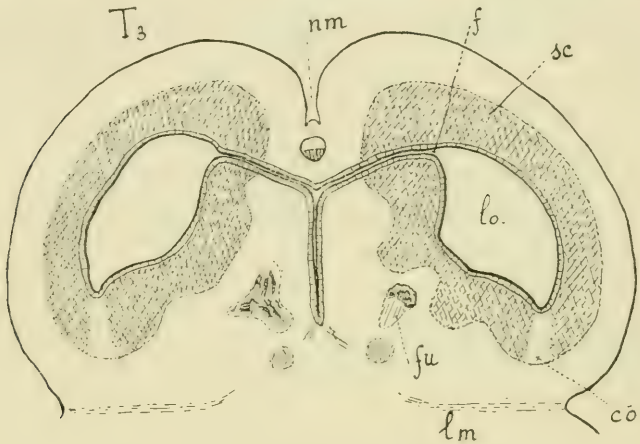


Fig. 18. — T_3, coupe transversle vers le milieu d'un fruit de *Teucrium flavum*; un seul carpelle a été représenté ; *nm*, nervure médiane du carpelle ; *lo*, logette ; *f*, fissure entre le bord extrême du carpelle replié et la face interne de ce carpelle ; *sc*, sclérenchyme ; *fu*, faisceau funiculaire ; *co*, lame radiale de cellules peu lignifiées; *lm*, lame de cellules minces permettant la séparation des akènes mûrs.

vers l'autre en dedans, jusqu'à se toucher au centre en fermant le carpelle, puis ensemble en dehors jusqu'à venir l'un et l'autre toucher côte à côte la face ventrale, à droite et à gauche de la nervure médiane restée en place... C'est à mi-hauteur, dans l'angle interne de la logette ainsi constituée, que s'attache l'ovule... » Cette structure se retrouve complètement, sur des coupes transversales faites à travers des fruits presque mûrs, dans les régions où les akènes sont unis entre eux (fig. 18). Suivant la surface de concrescence, ou du moins dans ses parties externes, les deux carpelles sont unis par une lame de cellules

(1) Ph. Van Tieghem. Pistil et fruit des Labiées (*Ann. des sc. nat. Bot.*, IXe série, t. V, 1907).

minces (*lm*), aplaties, qui se déchirera facilement à maturité. Quant aux deux bords repliés d'un même carpelle, ils sont presque entièrement libres, et ne font que s'appuyer l'un à l'autre par leurs épidermes externes. Leur extrême bord est aussi en simple contact par son épiderme avec la face ventrale du carpelle. Les deux logettes communiquent ainsi l'une avec l'autre par des fentes, *f*, au moins virtuelles, que nous retrouvons dans les fruits mûrs (fente des ourlets). Les faisceaux placentaires, submarginaux, se divisent en deux parties : l'une qui continuera verticalement et, s'unissant à ses trois semblables, passera dans le style avec les nervures dorsales, l'autre qui monte obliquement à travers la paroi de la logette, s'y dégage à mi-hauteur, et devient le funicule, *fu*.

Pendant la maturation, le développement de chaque demi-carpelle se fait, sur la face dorsale, plus rapidement que sur l'autre : elle se bombe, et déborde l'autre *sur tout son pourtour*, un peu plus vers le haut. Ce débordement détermine ainsi *sur le pourtour de la face d'attache une sorte d'écrasement, de pli, qui, empruntant la fente de la logette, s'y modelant pour ainsi dire, la continue circulairement*. La lignification de la zone scléreuse, qui se constitue pendant ce temps, commence par le milieu des deux faces de la logette, et s'irradie vers le pourtour. Les cellules de celui-ci, gênées, écrasées et orientées radialement, ont de plus une sclérification tardive et moindre (*Co*, fig. 18).

Enfin, l'écrasement de chaque carpelle croissant contre l'axe du fruit détermine peut-être encore l'aplatissement de cellules formant une lame courbe, qui, passant entre les deux branches du faisceau placentaire et sectionnant le faisceau funiculaire, raccordent les surfaces de juxtaposition des demi-carpelles. La chute des akènes se fait donc facilement par décollement de ceux-ci entre eux et avec le style, et par rupture des nervures médianes restées minces.

En résumé, chez les Labiées à style terminal, l'ouverture du fruit germant se fait par la chute, sous la poussée de la radicule, *d'un opercule ovale*, dont le détachement commence par le bas. Ce mode d'ouverture *est étroitement lié à la constitution morphologique du fruit*.

LABIÉES à style basal.

Description des akènes et germination. — L'akène du *Melissa officinalis* est en forme de tronc de pyramide allongé, triangulaire, avec deux faces latérales égales, et une face externe plus large, légèrement carénée sur sa ligne médiane (*M*, M_1, fig. 19). La cicatrice basilaire est triangulaire, entamant obliquement l'arête ventrale.

La radicule est infère. Elle sort en bas, en produisant deux fentes, l'une le long de l'arête ventrale, l'autre le long de la

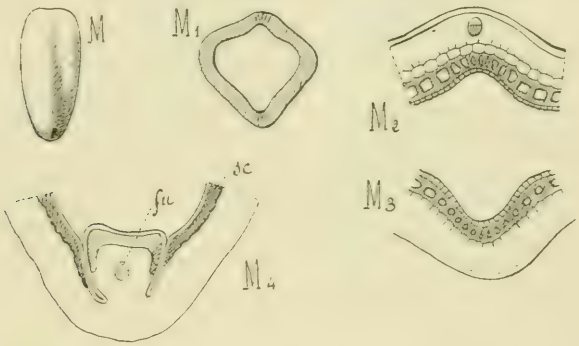


Fig. 19. — *Melissa officinalis* : *M*, akène mûr, face interne ; M_1, sa coupe transversale ; M_2, détails de structure de la ligne dorsale ; M_3, détails de la ligne ventrale ; M_4, libération du funicule à la base de cette dernière.

légère carène médiane dorsale. Les dos des cotylédons font face aux fentes.

La paroi du fruit mûr contient (1) contre l'épiderme interne une assise scléreuse à membranes fortement épaissies, surtout sur la face interne : ces cellules, sensiblement carrées dans la majeure partie de l'assise, sont, aux endroits des fentes, plus petites et plus étroites (M_2, M_3, fig. 19).

Dans le *Brunella vulgaris*, l'akène est encore trigone (*B*, B_1, fig. 20). Il est terminé en bas par une pointe dure en forme de bec de plume, non recouverte de parenchyme ; la gouttière du bec entoure la base du faisceau funiculaire. Ses deux bords

(1) Kraus, *loc. cit.*

se continuent par les angles latéraux de l'akène. Au-dessus d'elle, est un petit talon dorsal où se loge la radicule.

A la germination, la sortie de la radicule infère fait éclater le péricarpe par deux fentes longeant les arêtes latérales et se prolongeant jusqu'au milieu de l'akène. Parfois, une troisième fente, très courte, se fait le long de la ligne médiane dorsale. L'assise scléreuse, placée comme dans le *Melissa*, montre aux angles latéraux un aplatissement et une disposition en éventail resserré de ses cellules, qui partout ailleurs ont une section carrée (B_2); elles sont en même temps moins fortement lignifiées.

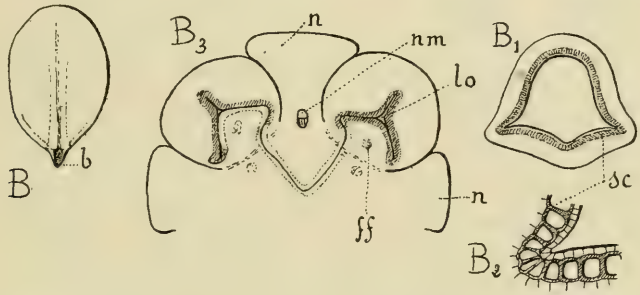


Fig. 20. — *Brunella vulgaris* : *B*, fruit mûr : *b*, bec basilaire ; B_1, coupe transversale au quart inférieur ; B_2, détail de structure d'un angle de la coupe précédente ; B_3, coupe transversale vers la base d'un demi-tétrakène jeune : *nm*, nervure médiane ; *n*, nectaires ; *lo*, logettes ; *ff*, faisceaux funiculaires.

Dans les *Lamium* (*L*, fig. 21), les *Marrubium*, les *Stachys*, les *Galeopsis* (*G*, fig. 21), et beaucoup d'autres Labiées, les fruits sont encore nettement trigones, avec un talon basilaire plus ou moins marqué. Tous ces fruits s'ouvrent par deux fentes principales basifuges, le long des arêtes latérales (B_1, B_2, fig. 21). Une fente supplémentaire courte se produit parfois à la base de l'arête ventrale. La structure est la même que dans les *Brunella*.

Les *Thymus*, les *Glechoma*, les *Calamintha* (C_1, C_2, fig. 21) on des fruits presque globuleux, à angles visibles seulement à la base, s'effaçant complètement ailleurs. Les fentes d'ouverture d'abord régulières, deviennent plus haut des déchirures quelconques.

Relations entre l'ouverture du fruit et la constitution du pistil. — Le pistil des Labiées à style basal est constitué par

deux carpelles médians. Chacun d'eux « se replie en dehors le long de la nervure médiane, puis recourbe ses bords transversalement en dedans jusqu'à venir toucher à droite et à gauche la nervure médiane en s'y soudant ; après quoi chaque bord se prolonge un peu en dehors et librement dans la logette ainsi constituée, dont il longe la paroi » (1).

Cette organisation se retrouve entièrement à la base du

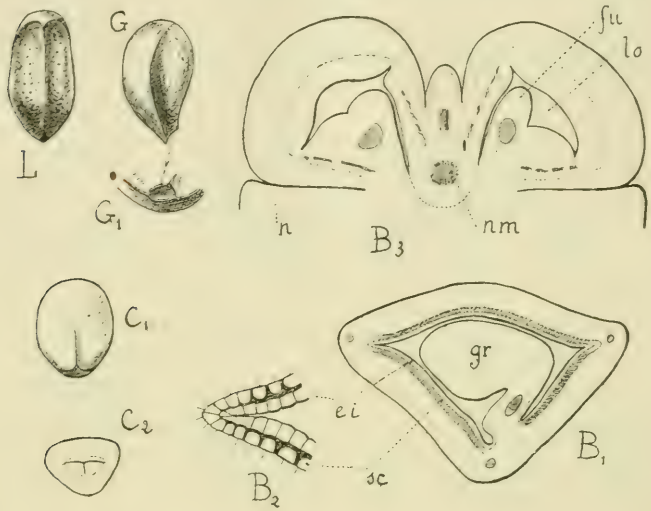


Fig. 21. — *L*, akène de *Lamium amplexicaule*, face interne. *G*, akène de *Galeopsis Tetrahit* vu de côté ; G_1, sa base. B_1, coupe transversale à la base d'un akène de *Ballota nigra* ; B_2, détail de structure d'un angle : *ei*, épiderme interne ; *sc*, hypoderme scléreux ; B_3, coupe transversale vers la base d'un demi-tétrakène jeune : *nm*, nervure médiane ; *lo*, logette ; *fu*, funicule ; *n* nectaire. C_1, C_2, face interne et base d'un akène de *Calamintha Acinos*.

fruit mûr, dans la région d'adhérence des carpelles. On peut y noter quelques variations principales, qui déterminent des formes de fruits et des ouvertures un peu différentes.

Dans les *Stachys*, les *Lamium*, les *Galeopsis*, les *Marrubium*, les *Ballota* (B_3, fig. 21), les nervures médianes des deux carpelles, vers la base du fruit, viennent en contact, tandis que les bords repliés restent indépendants, d'un carpelle à l'autre. L'extrême bord assez développé ne se soude qu'un peu plus haut avec les flancs de la nervure médiane, contre lesquels il

(1) Ph. Van Tieghem, *loc. cit.*

s'appuie par toute sa surface externe. Les logettes ne communiquent pas. Le grand développement de la face dorsale de la logette, se faisant exclusivement vers le haut, prolonge par une sorte d'étirement, sur toute la hauteur de l'akène, trois angles de cette logette. L'un correspond à la surface d'accolement du repli marginal avec la cloison ; à la base du fruit, c'est une véritable fente, très courte. C'est un des angles latéraux. Le second correspond au reploiement du bord placentaire. C'est l'angle ventral, plus court. Le troisième, symétrique du premier, se fait par compression mutuelle des akènes : c'est le second angle latéral. *Ces trois plis se font le long de trois nervures.*

Le long de ces plis, une gêne de développement écrase les cellules scléreuses, et retarde leur sclérification.

Dans les *Brunella* (B_3, fig. 20), le reploiement vers l'extérieur le long de la nervure médiane est moins accentué. Les deux nervures médianes ne viennent pas en contact ; les deux masses placentaires d'un même carpelle viennent au contraire se souder entre elles, ainsi qu'avec leurs semblables de l'autre carpelle. Les bords extrêmes se relèvent peu dans les logettes, qui communiquent entre elles. Ceci rappelle un peu la disposition des Labiées à style terminal. Mais l'extrême développement de la face dorsale vers le haut étirant le fruit, il s'y forme trois plis : l'un continue la fente de communication des deux logettes, qui le guide ; l'autre correspond au reploiement de l'extrême bord carpellaire : ce sont les deux plis latéraux. Le troisième se fait, par compression latérale, entre les deux précédents, c'est le pli dorsal. *Ces trois plis se font le long de trois nervures.* Il y correspond une modification de l'assise scléreuse.

Les *Salvia* et les *Phlomis* sont intermédiaires entre les deux groupes précédents. Enfin, dans le *Melissa officinalis*, l'extrême bord replié est très étroit (M_4, fig. 19). Les deux plis qui le suivent dans les *Brunella* sont ici très rapprochés et se confondent vite pour ne former que l'arête ventrale du fruit ; trois autres plis se forment dans la paroi, pendant la maturation, le long de trois nervures. Le dorsal seul, plus accentué, est accompagné, comme le ventral, de modifications dans l'assise scléreuse.

En résumé, les akènes des Labiées à style basal s'ouvrent, à la germination, à partir de la base, *suivant des plis longitudinaux de la paroi, dont la position est en grande partie liée à la conformation morphologique des fruits*, en partie aussi à leur compression réciproque pendant la maturation.

BORRAGINÉES

Le fruit de toutes les Borraginées indigènes se brise à la maturité en quatre nucules ou akènes dont certains peuvent avorter, et renfermant chacun une graine. La conformation du fruit, la position de l'embryon, et par suite aussi le mode d'ouverture du péricarpe lors de la germination, diffèrent chez les *Borraginées à style terminal*, et les *Borraginées à style basal*.

BORRAGINÉES à style terminal.

Description des akènes et germination. — Les akènes du *Cynoglossum officinale* ont la forme de disques ovalaires placés obliquement sur l'axe (*C*, fig. 22). Leur face extérieure est plane et couverte de soie crochues ; elle est lisse et bordée d'une collerette frangée dans les *Omphalodes*. La face tournée vers l'axe montre dans sa région centrale une aire cicatricielle allongée de haut en bas, bordée d'un léger repli saillant correspondant à un angle de la cavité. La pointe de la radicule est placée dans cet angle, contre le bord inférieur de l'ovale cicatriciel.

A la germination, la radicule croissant fait déchirer le péricarpe le long du repli ; un panneau ovale se détache ainsi incomplètement, de bas en haut : l'ouverture est donc operculaire.

La paroi du fruit (C_1, fig. 22), coriace plutôt que scléreuse, est constituée par un parenchyme ordinaire, compris entre deux épidermes à membranes épaissies. L'épiderme extérieur devient brusquement mince au niveau du pourtour de la cicatrice, et se continue ainsi sur le support fructifère. L'épiderme interne est formé de fibres courtes disposées en plaquettes diversement orientées (C_2). Le long de l'angle suivant lequel se fait la déchirure ces fibres deviennent plus étroites et s'allongent

dans la direction même de l'arête du pli (C_3). De plus, l'un des côtés du pourtour operculaire apparaît, sur la coupe transversale du fruit presque mûr, comme une fente réelle, dont les deux bords sont tapissés par l'épiderme.

L'ouverture du fruit n'est donc pas une simple déchirure utilisant des dispositions anatomiques fortuites ; elle dépend, comme nous allons le voir, de la constitution morphologique du pistil.

Relations entre l'ouverture du fruit et la constitution du

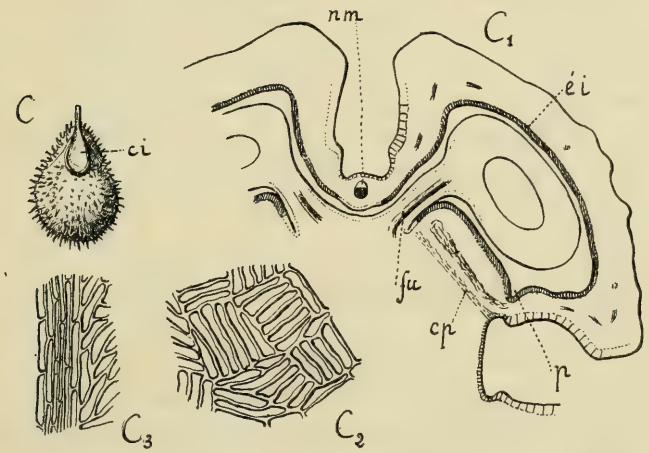


Fig. 22. — *Cynoglossum officinale* : *C*, fruit mûr montrant la surface cicatricielle *ci* ; C_1, coupe transversale d'un demi-tétrakène jeune, montrant le mode de reploiement du carpelle : *nm*, nervure médiane ; *éi*, épiderme interne fibreux ; *p*, pli ; *fu*, funicule ; *cp*, lame de petites cellules permettant la chute de l'akène : C_2, épiderme interne vu à plat ; C_3, sa modification le long du pli.

pistil. — Comme l'a montré M. Van Tieghem (1), le pistil bicarpellaire des Borraginées à style terminal rappelle, pour le mode de reploiement des carpelles, celui des Labiées à style basal. Mais ici l'ovule s'attache sur la face dorsale du bord carpellaire, et son funicule s'insinue entre ce bord et la nervure médiane, pour pénétrer dans la logette.

Chaque demi-carpelle, après la fécondation, développe sa face dorsale surtout latéralement et vers le bas, débordant sa surface d'attache, s'écrasant pour ainsi dire en disque sur elle (C_1, fig. 22). Dans les deux logettes, leur fente de communica-

(1) Ph. Van Tieghem, Pistil et fruit des Labiées (*Ann. des sc. nat.*, 1907).

tion se prolonge ainsi sur tout leur pourtour par un repli ovale dont elle détermine et guide la formation, et le long duquel se produiront les variations de structure signalées plus haut. L'embryon se replie de telle façon que ses cotylédons se rabattent en dehors.

Cette sorte d'écrasement du demi-carpelle retentit probablement encore sur la zone d'attache du fruit : une lame de cellules minces, *cp*, fend en deux parties le bord replié du carpelle, passant en dehors du faisceau placentaire et sectionnant la base du funicule. Son déchirement facile à maturité, et la rupture de la nervure médiane carpellaire restée mince, déterminent la chute de l'akène, qui n'emporte que la moitié interne de l'épaisseur du bord placentaire. La moitié externe forme, dans le prolongement du pédicelle, avec ses trois congénères, auxquelles elle reste soudée, le faux axe où semblaient attachés les quatre akènes.

BORRAGINÉES à style basal.

Description des akènes et germination. Première série. — L'akène de la Pulmonaire (*Pulmonaria angustifolia*) (*P*, P_1, fig. 23) est ovoïde, aplati suivant un plan méridien radial; une arête étroite, tranchante, suit le bord aplati et forme un bec au sommet; elle correspond à un angle de la logette. Au bas, un rétrécissement suivi d'une collerette mince constitue un pied circulaire, creux en dessous, et rempli, au moment de la chute, d'un tissu mou.

La pointe de la radicule logée dans le bec fait, à la germination, fendre celui-ci. L'ouverture du péricarpe se continue ensuite régulièrement le long de l'arête interne, jusqu'au bourrelet inférieur, et en même temps le long de l'arête dorsale, jusqu'aux deux tiers. La plantule se libère ainsi facilement.

Pour les genres *Borrago* (*B*, fig. 23), *Anchusa*, *Symphytum* (*S*, fig. 23), des remarques analogues peuvent être faites, mais l'arête extérieure est déplacée latéralement. Dans le *Lycopsis arvensis*, le fruit s'infléchit en même temps sur sa base (*L*). Dans les *Myosotis* (*M*), l'akène est trigone, légèrement bombé sur ses faces, avec deux angles latéraux le long desquels se fait

l'ouverture. Dans tous les cas précédents, la paroi du fruit (P_2, S_2) comprend un épiderme externe à cellules allongées en colonnettes perpendiculairement à la surface ; les membranes en sont épaisses, sinueuses, silicifiées, — puis une couche assez épaisse de parenchyme renfermant les faisceaux, en grande partie écrasée à maturité. Le long des deux angles d'ouverture, les cellules épidermiques sont plus étroites, leurs membranes

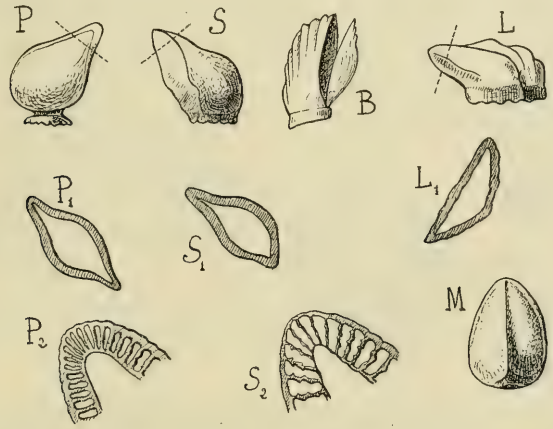


Fig. 23. — *Pulmonaria angustifolia* : *P*, akène mûr ; P_1, coupe transversale au sommet ; P_2, détail d'un angle. *Symphytum officinale* : *S*, S_1, S_2, mêmes observations. *Borrago officinalis* : *B*, akène ouvert. *Lycopsis arvensis* : *L*, akène mûr, avec son pli oblique ; L_1, coupe transversale. *Myosotis palustris* : *M*, akène mûr, à deux angles latéraux.

sont moins épaisses, moins tortueuses, la lignification en est plus tardive que pour les cellules voisines.

Deuxième série. — Les akènes (L_1, fig. 24) du *Lithospermum officinale* sont ovoïdes, lisses, très durs, atténués en pointe au sommet. La face interne montre une carène médiane peu marquée, creusée d'un sillon linéaire médian. La pointe de la radicule, logée dans le sommet, le fait fendre à la germination ; puis le péricarpe s'ouvre en deux valves, la fente du sommet se continuant nettement le long du sillon linéaire ventral, et le long de la ligne médiane dorsale où rien ne la fait présager.

Les akènes du *Lithospermum arvense* ont une surface plus irrégulière. La face ventrale porte une forte carène médiane sillonnée ; la face dorsale en porte une moins nette, flanquée

à droite et à gauche de deux plis un peu granuleux. Les fentes de déhiscence se produisent comme dans le cas précédent.

La Vipérine (*Echium vulgare*) a des akènes (*E*, fig. 24) assez semblables à ceux de l'espèce précédente. L'ouverture s'y fait de la même façon, mais les deux valves du péricarpe ne se détachent pas complètement l'une de l'autre.

La structure du péricarpe du *Lithospermum officinale*, étudiée par Kraus, est différente de celle indiquée pour les Borraginées de la première série : je l'ai trouvée également dans le *L. arvense* et la Vipérine. Ici, la couche dure du fruit mûr comprend

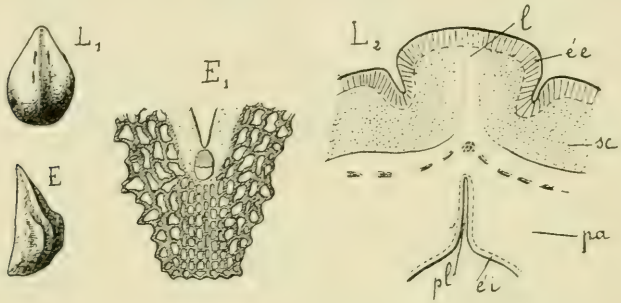


Fig. 24. — *Lithospermum officinale* : L_1, fruit mûr, face interne montrant le sillon de déhiscence ; L_2 coupe transversale passant vers le milieu du fruit : *ée*, *éi*, épiderme externe et interne ; *sc*, sclérenchyme ; *pa*, parenchyme ; *l*, lame à sclérification tardive, située dans le prolongement du pli, *pl*. *Echium vulgare* : *E*, fruit mûr : E_1, coupe transversale, en haut du fruit, de la carène dorsale.

non seulement l'épiderme, mais encore plusieurs assises du parenchyme sous-jacent, dont les membranes cellulaires, irrégulièrement épaissies, sont lignifiées et silicifiées. Tandis que les cellules hypodermiques sont, dans le reste de la couche, disposées de façon irrégulière, mais plus généralement aplaties tangentiellement, elles sont, dans les régions fissiles, et surtout la région ventrale, aplaties et orientées dans le sens radial (E_1, fig. 24). Les cellules épidermiques y sont aussi plus petites et plus plates. De plus, la sclérification, particulièrement le long de la ligne ventrale d'ouverture, y est plus tardive et moins poussée. Il est important de faire remarquer que le funicule de la graine s'enfonce obliquement, depuis la base du fruit, à travers le péricarpe de la ligne médiane ventrale. Il ne devient libre que plus haut dans la logette, où se voit très nettement,

continuant en quelque sorte son couloir, un angle étroit de celle-ci (L_2, fig. 24).

Relations entre l'ouverture et la constitution morphologique du fruit. — Le pistil des Borraginées à style basal est constitué comme celui des Borraginées à style terminal, mais l'ovule est attaché au bas au lieu de l'être vers le haut (1).

L'accroissement de la face dorsale de chaque demi-carpelle se fait exclusivement vers le haut, un point de cette face devenant ainsi le sommet de l'akène. La fente de communication entre les logettes, par laquelle passe le funicule, est pour ainsi dire continuée sur cette face dorsale par un pli qui se modèle sur elle, et qui longe toute cette face en passant par le sommet. Des variations secondaires se montrent dans la position de ce pli, dans la production de plis accessoires et dans le nombre des couches sclérifiées.

Chaque akène ne reste adhérent au corps fructifère commun que par une étroite base. La lignification, qui se fait en direction générale basipète, s'arrête au-dessus de cette base.

Conclusions relatives aux Borraginées. — En résumé, *dans les Borraginées à style terminal, l'ouverture des akènes lors de la germination se fait par détachement d'un opercule ovale dont le bord entoure la cicatrice d'attache ; dans les Borraginées à style basal, elle se fait à partir du sommet du fruit le long d'une carène plus ou moins apparente qui, à cheval sur ce sommet, descend sur les deux faces.*

Dans les deux cas, la ligne d'ouverture correspond à un pli qui pour une petite partie emprunte *une réelle fente morphologique carpellaire*, et pour sa majeure partie est le prolongement de cette fente, sur laquelle il s'est pour ainsi dire modelé.

HÉLIOTROPIACÉES

Description des fruits et germination. — Dans les Héliotropes (*Heliotropium europæum*, *H. peruvianum*) le fruit, comme celui des Borraginées, est constitué par quatre akènes plus ou

(1) Ph. Van Tieghem, *loc. cit.*

moins développés, et dérivant chacun d'un demi-carpelle. La face externe de chaque akène (H_1, fig. 25), est bombée, irrégulièrement bosselée-ridée. La face tournée vers l'axe montre une large cicatrice d'attache ovale, limitée par un bourrelet peu saillant. Vers l'extrémité supérieure de la cicatrice se trouve le trou d'entrée du faisceau funiculaire. La pointe de la radicule est placée contre le bord inférieur de la région cicatricielle. A la germination, sa poussée produit à ce point une fissure qui se

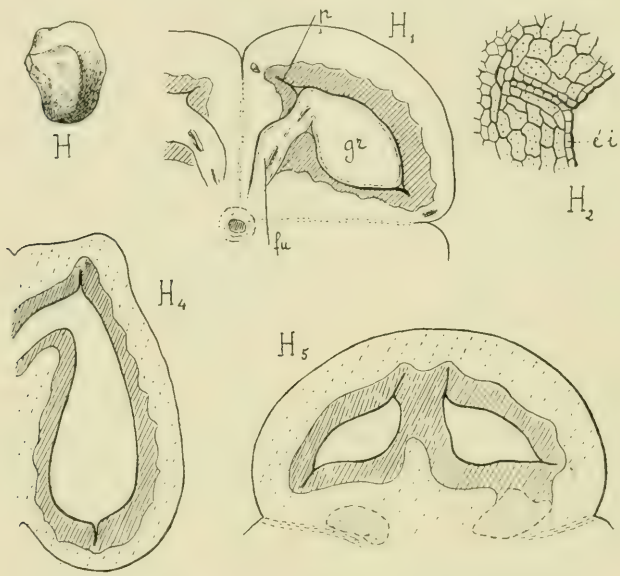


Fig. 25. — *H*, Akène d'*Heliotropium peruvianum*; H_1 coupe transversale, vers son milieu, d'un akène à demi mûr : *gr*, graine ; *fu*, funicule ; *p*, pli circulaire de la zone scléreuse ; H_2, détail de structure du pli. H_4, coupe longitudinale, H_5, coupe transversale de fruits de *Tournefortia heliotropioides*.

continue tout le long du pourtour de la cicatrice, et détache ainsi complètement un opercule qui permet le déploiement de l'embryon.

La structure du péricarpe, très différente de celle que l'on observe chez les Borraginées, rappelle celle que nous avons décrite pour les Labiées à style terminal. Le sclérocarpe est constitué ici par l'épiderme interne à cellules aplaties et par un certain nombre d'assises de parenchyme contiguës à l'épiderme interne, dont les cellules, à membranes fortement

épaissies et lignifiées, ont des replis internes anfractueux. Ces cellules sont à peu près isodiamétriques. La cavité de l'akène forme en face du pourtour de la surface cicatricielle un angle net (H_1, fig. 25). Au fond de cet angle, les cellules de la couche scléreuse changent de forme et d'orientation : elles s'allongent dans un sens radial, formant ainsi une lame (H_2) dont les cellules médianes, plus étroites, paraissent même continuer, sur les deux tiers de l'épaisseur du sclérocarpe, l'épiderme interne dont elles ne sont qu'un repli. Les cellules qui entourent ce repli épidermique sont plus régulières, à membranes moins épaisses, moins anfractueuses. Dans le *Tournefortia heliotropioides* la même structure s'observe, mais les quatre akènes, inégalement développés, sont soudés entre eux par leurs couches scléreuses, et restent unis à maturité. (H_4, H_5, fig. 25).

L'explication de ces dispositions structurales, qui rappellent beaucoup au premier abord celles des Labiées Ajugées, semble devoir être cherchée dans le développement du fruit, plutôt que dans sa constitution morphologique qui rappelle un peu celle des Labiées à style basal (1).

Chaque demi-carpelle s'accroît surtout beaucoup, après la fécondation, sur sa face dorsale qui déborde de toute part la surface d'attache, notamment vers le bas (H_1, H_4, fig. 25). Il en résulte un aplatissement du fruit, dont la cavité est d'abord très étroite, ses deux faces venant en contact sur tout leur pourtour. Puis, le développement de la graine fait croître cette cavité, en dépliant plus ou moins le sinus périphérique. La sclérification, qui commence vers le centre des deux faces, ne gagne qu'en dernier lieu le pourtour.

VERBÉNACÉES

Je n'ai étudié dans cette famille que les fruits du genre *Verbena* (*Verbena officinalis* et Verveines hybrides des fleuristes).

Germination. — Dans les Verveines, le fruit est un tétrakène. A la maturité, les quatre parties du fruit, que limitent des sillons longitudinaux peu profonds, se détachent facilement l'une de

(1) Ph. Van Tieghem, Pistil des Labiées (*Ann. des sc. nat.*, 1907).

l'autre. Chaque akène (V, fig. 26) est sub-cylindrique et renferme une graine à radicule infère. La face externe, convexe, est couverte de rides transversales dues à la dessiccation, marquées elles-mêmes de petits tubercules en rangées longitudinales irrégulières. La face interne forme une plage lisse, bombée au milieu, dépassée sur ses côtés par les bords saillants, rejoints en haut, de la face externe. La base du fruit est déprimée en cupule irrégulière.

La radicule sort au milieu de la dépression basilaire. Puis, sous la pression due à la graine, une fente se produit le long de chacun des bords de la surface lisse, et se prolonge vers le

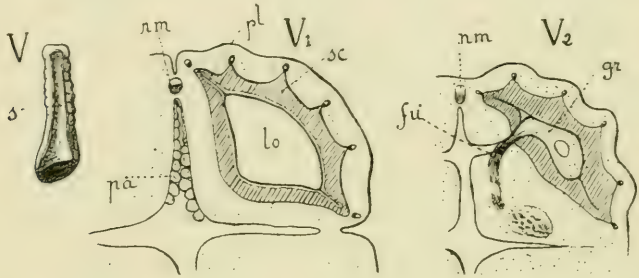


Fig. 26. — *V*, akène de Verveine des fleuristes vu par sa face d'adhérence *s*. V_1, coupe d'un tétrakène de *Verbena officinalis*, passant vers le milieu : *nm*, nervure médiane d'un carpelle ; *lo*, logette ; *pl*, pli de la couche sclérreuse *sc* ; *pa*, cellules papilleuses de l'épiderme externe ; V_2, coupe pratiquée vers la base d'un tétrakène.

sommet jusqu'au milieu du fruit. L'embryon se libère ainsi complètement du péricarpe.

Dispositions structurales favorisant l'ouverture. — Une coupe transversale, faite au-dessous du milieu du fruit total à demi-maturité, montre que les quatre akènes adhèrent entre eux, jusque près du sommet, par d'étroites bandes périphériques correspondant aux rebords qui circonscrivent la plage lisse signalée plus haut (V_1, fig. 26). Celle-ci est, jusque près de la base, libre de toute adhérence avec ses congénères : elle est recouverte par un épiderme à cellules papilleuses qui ne se retrouvent pas sur la face externe. Sous l'épiderme viennent quelques assises de parenchyme renfermant les faisceaux localisés dans la paroi externe. Au-dessous, la zone scléreuse comprend 3-4 assises de cellules un peu aplaties tangentiellement :

elle envoie en face des faisceaux des saillies aiguës, particulièrement aux deux angles latéraux.

La loge de chaque akène, sensiblement ovale à grand axe transversal, est tapissée par un épiderme interne sclérifié, aplati. Ses angles sont prolongés, à travers presque toute l'épaisseur de la zone scléreuse, par une double lame de cellules plates se dirigeant vers les nervures des angles latéraux. Il semble qu'il y ait en ces endroits un pli (V_1, *pl*, fig. 26) dont les deux faces internes viennent en contact ; au fond de ce pli, les cellules de la zone scléreuse s'orientent radialement, en éventail. C'est le long de ces angles que se produit, à la germination, l'ouverture du péricarpe.

Déterminisme morphologique de l'ouverture. — M. Van Tieghem (1) a décrit le pistil des *Verbena*. Il est à deux carpelles médians, concrescents dans toute leur longueur ; « chacun d'eux reploie ses bords en dedans, jusqu'à venir toucher ensemble la nervure médiane demeurée en place. En se ployant en dedans, pour former la cloison, les bords des deux carpelles ne sont concrescents que sur une étroite bande périphérique. L'ovule s'attache, à la base du carpelle, à quelque distance de l'extrême bord, vis-à-vis d'une méristèle située dans l'angle interne de la logette, mais sur la face dorsale ».

Cette disposition morphologique se retrouve complètement à la base du fruit (V_2, fig. 26). Un peu plus haut, par suite d'un grand développement de chaque carpelle dans le sens tangentiel, après la fécondation, tout se passe comme si la logette s'écrasait sur l'axe du fruit, ses parois se ployant le long de deux nervures situées l'une près de la nervure médiane, l'autre au pli carpellaire signalé par M. Van Tieghem. Les deux plis que nous avons indiqués, le long desquels se font les fentes d'ouverture, proviennent de cette sorte d'écrasement par débordement.

La croissance de chaque demi-carpelle se faisant rapidement aussi dans le sens vertical, chaque logette se développe au-dessus des cloisons, tout en conservant ses plis dans toute sa longueur, et ne se lie avec ses voisines que sur une étroite bande épidermique.

(1) Ph. Van Tieghem, *loc. cit.*

Enfin, la sclérification est basipète. Elle s'arrête à la région placentaire, qui correspond à la cavité cupuliforme de la base de l'akène, et qui par sa dessiccation à maturité se déchire et permet la chute des quatre fruits particulaires. De plus, la lignification des angles est tardive.

Comparaison entre les Labiées, les Verbénacées, les Borraginées et les Héliotropiacées. — Dans les espèces européennes de ces quatre familles, le fruit est un tétrakène provenant d'un ovaire bicarpellé. Au point de vue de la déhiscence passive lors de la germination, les akènes peuvent être groupés en deux catégories.

Dans les *Labiées à style basal* et les *Borraginées à style basal*, la déhiscence est longitudinale, basifuge dans les premières, basipète dans les secondes. Dans ces deux groupes, la face dorsale de l'akène s'est démesurément développée vers le haut, et les fentes de déhiscence sont en corrélation avec la conformation, d'ailleurs différente, du pistil. C'est un premier cas de convergence.

Dans les *Labiées à style terminal*, les *Borraginées à style terminal*, les *Verbénées*, les *Héliotropiacées*, la déhiscence est operculaire et basifuge. Dans les Verveines, la surface de contact des quatre akènes s'est accrue en même temps que la face dorsale, et presque autant qu'elle; l'opercule est très allongé et ne se détache que partiellement. Dans les trois autres groupes, la face dorsale croissante a débordé sur tout son pourtour la surface d'adhérence : l'opercule est ovale et se détache totalement ou presque. Sauf chez les Héliotropes, le pli qui entoure l'opercule n'est que le prolongement d'une fente morphologique qui a guidé sa formation. L'organisation du pistil est, d'ailleurs, différente dans les trois groupes : c'est un second cas de convergence.

OMBELLIFÈRES

Germination des fruits. — Le fruit des Ombellifères dérive d'un ovaire infère à deux carpelles clos, concrescents. Il se divise à maturité, comme on sait, en deux akènes ou *méri-*

carpes correspondant aux deux carpelles, et dont la séparation a été étudiée, notamment, par M. Leclerc du Sablon (1).

Diversement ornementé sur sa face externe, chaque méricarpe présente toujours sur sa face commissurale une gouttière médiane, logement de la masse fasciculaire placentaire qui, détachée, devient le *carpophore* des méricarpes séparés ; sa loge renferme une graine à radicule supère.

Lors de la germination, la pointe de la radicule sort, dans presque tous les cas que j'ai observés, en un point de la gouttière médiane commissurale situé juste au-dessous du disque

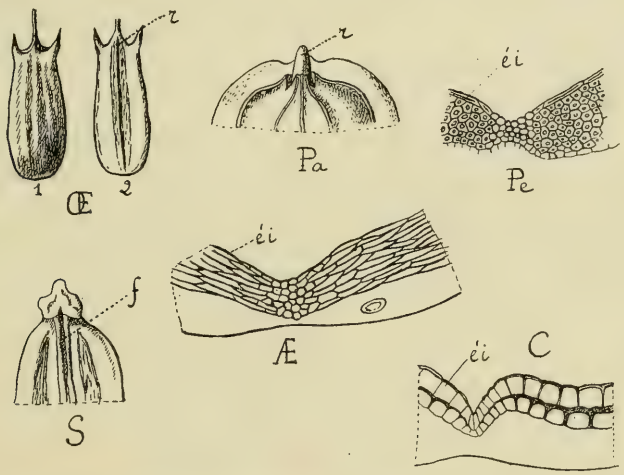


Fig. 27. — *Œ*, akène d'*Œnanthe crocata* : *1*, face dorsale; *2*, face commissurale; *r*, place de la radicule. *S*, akène de *Silaus pratense*, partie supérieure de la face commissurale : *f*, fente d'ouverture. *Pa*, akène germant de *Pastinaca*, partie supérieure de la face dorsale : *r* radicule. *Pe*, *Æ*, *C*, coupes de la région médio-commissurale des akènes de *Peucedanum*, *Æthusa*, *Conium*.

nectarifère qui couronne le fruit (*Œ*, fig. 27). Puis, dans la grande majorité des cas, la ligne médiane commissurale se fend (*S*, fig. 27) dans toute sa longueur, livrant passage à l'un des cotylédons (*Buplevrum*, *Chærophyllum*, *Anthriscus*, *Smyrnium*, *Silaus*, *Œnanthe*, *Æthusa*, *Petroselinum*, *Peucedanum*, *Heracleum*...). En même temps, diverses déchirures accessoires peuvent se produire entre les côtes de la face dorsale (*Œnanthe*, *Chærophyllum*, *Smyrnium*), ou sur la face commis-

(1) *Loc. cit.*

surale (*Heracleum...*) pour la sortie du second cotylédon.

Dans les *Fœniculum*, les *Eryngium* et certains *Angelica*, la fente commissurale ne se prolonge pas vers le bas; les cotylédons sortent du péricarpe en s'étirant par un étroit orifice. Dans les *Pastinaca*, l'embryon se libère par des déchirures, entre les côtes dorsales (*Pa*, fig. 27).

Variations structurales expliquant les différences d'ouverture. — Des coupes transversales pratiquées à différents niveaux nous montreront les raisons de ces variations.

Au sommet du fruit, les deux cavités carpellaires communiquent entre elles: elles ne se referment complètement qu'un peu au-dessous. *Chaque méricarpe mûr est donc réellement fendu au sommet de la ligne médiane commissurale*: la sortie de la pointe radiculaire se fait là sans aucun effort.

Dans la plupart des genres, une zone scléreuse se développe dans la paroi du fruit. Elle ne me paraît pas avoir été décrite jusqu'ici d'une façon explicite. Dans la majorité des cas, elle est constituée par l'épiderme interne doublé extérieurement d'une couche de quelques assises de fibres à direction équatoriale. Le long de la ligne de fermeture du carpelle, c'est-à-dire à la région médio-commissurale, ces fibres deviennent longitudinales, et se sclérifient tardivement, dans les genres à ouverture ventrale totale (*Æthusa*, *Silaus*, *Petroselinum*,...) (*Pe*, *Æ*, fig. 27). Dans les *Fœniculum*, les *Eryngium*, les *Angelica*, qui ne s'ouvrent qu'au sommet, la soudure marginale est plus intime; la zone à fibres équatoriales est, à partir d'une toute petite distance du sommet, parfaitement continue. Les akènes des *Heracleum* sont très aplatis; le pourtour, très comprimé, y présente un pli de la zone scléreuse où la cavité se prolonge en un sinus très aigu; les éléments scléreux prennent là une orientation radiale qui favorise la déchirure.

L'akène des *Pastinaca*, dont la zone scléreuse est immédiatement continue sur la face commissurale, ne s'ouvre que le long des canaux sécréteurs dorsaux, en partie enfoncés dans la zone scléreuse ainsi localement amincie, disposition qui s'observe dans plusieurs des genres précédemment cités.

Dans le *Conium maculatum*, la zone scléreuse se compose, en plus de l'épiderme interne à cellules peu lignifiées, de l'assise

contiguë du parenchyme, dont les cellules sont épaissies en U ouvert vers l'extérieur ; à la ligne commissurale, il y a amincissement de ces deux assises, avec sclérification moindre (*C*, fig. 27).

Enfin, dans l'*Œnanthe crocata* et d'autres *Œnanthe*, outre l'épiderme interne sclérifié, se trouve une zone scléreuse développée en dehors du cercle des canaux oléifères ; ces deux zones viennent en contact à la ligne suturale, et y présentent les modifications de structure favorables déjà citées.

Conclusions relatives aux Ombellifères. — En résumé, à la germination, les akènes des Ombellifères s'ouvrent le long de la ligne d'accolement des bords carpellaires : *la déhiscence passive est suturale*, (*complète ou incomplète*).

A cette place, la structure présente généralement des modifications favorables. Des déchirures supplémentaires, plus ou moins bien déterminées anatomiquement, peuvent s'ajouter à l'ouverture normale. Il est bon de remarquer que la séparation des méricarpes est déjà une vraie déhiscence septicide.

CORNACÉES

Genre *Cornus.*

Description du noyau et germination. — Le fruit des Cornouillers dérive, comme celui des Ombellifères, très voisines, d'un ovaire infère à deux carpelles fermés concrescents. C'est une drupe dont le noyau osseux contient deux loges ordinairement inégales, à section demi-circulaire ou ovale, séparées par une cloison dure. La plus petite loge est souvent stérile : la plus grande renferme seule alors un embryon droit à radicule supère (*2* et *7*, fig. 28).

Le noyau (Cm_1, fig. 28) du *Cornus mas* est ovoïde allongé. Les lignes médianes des carpelles sont indiquées à sa surface par deux légères saillies longitudinales diamétralement opposées qui s'atténuent au sommet et s'y dépriment, en se réunissant, en une gouttière transversale. A droite et à gauche de la ligne médiane de la loge, deux crêtes blanchâtres, rugueuses, partent

du voisinage du sommet, où elles se raccordent, descendent longitudinalement jusqu'au tiers inférieur du noyau, où elles s'effacent et disparaissent. A ces crêtes externes correspondent des angles de la cavité interne.

Dans le *C. sanguinea* et le *C. alba*, dont les noyaux sont subglobuleux, cette disposition est moins nette. Les angles internes des loges sont plus rapprochés de la cloison, et se traduisent à

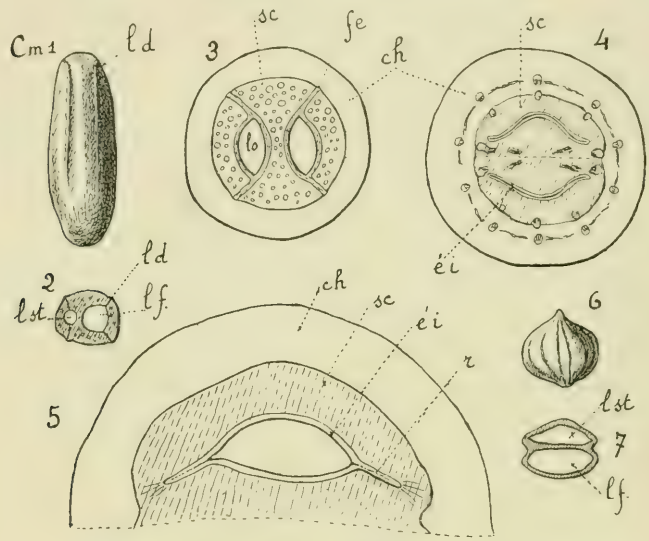


Fig. 28. — *Cm1*, noyau de *Cornus mas* : *ld*, lignes saillantes suivant lesquelles se fait l'ouverture des loges. *2*, coupe transversale du même noyau : *lst*, loge stérile ; *lf*, loge fertile. *3*, coupe transversale passant au tiers supérieur d'un fruit à demi mûr de *Cornus mas* : *lo*, loges ; *fe*, fibres internes à direction équatoriale ; *sc*, sclérenchyme alvéolé ; *ch*, chair. *4*, coupe transversale vers le sommet d'un fruit jeune de *Cornus sanguinea* : *éi*, double lame épidermique. *5*, coupe transversale pratiquée vers le milieu du même fruit : *r*, repli circulaire. *6*, fruit de *Cornus alba* ; *7*, coupe transversale du même.

l'extérieur par deux bourrelets semi-circulaires rapprochés, parallèles au bord de la cloison (*6* et *7*, fig. 28).

A la germination, chez les trois espèces, le noyau se fend depuis le sommet le long des saillies externes, c'est-à-dire le long des angles des loges. Un opercule se détache ainsi, nettement en haut, plus irrégulièrement à la base, et la plantule se dégage totalement du noyau.

Dispositions structurales favorisant l'ouverture. — Une coupe transversale (*3*, fig. 28) faite vers le tiers supérieur du noyau

presque mûr de *Cornus mas* montre le contour ovale des loges, atténué en angles aux deux bouts. La paroi est formée d'une zone de fibres équatoriales, entourée d'un tissu scléreux à larges éléments canaliculés, creusé de cavités simulant des lacunes aérifères arrondies. De chaque angle part une lame, *fe*, de tissu à caractères nettement distincts, qui traverse l'épaisseur du noyau, pour aboutir aux arêtes superficielles ; elle semble prolonger, à travers le tissu scléreux, le revêtement interne fibreux des loges ; cette lame est formée d'éléments fibreux, tous allongés dans son plan même. La lignification de ces éléments est moins poussée que celle des fibres de la zone de revêtement. Chaque loge présente ainsi deux lames de faible résistance qui traversent toute l'épaisseur de sa paroi scléreuse, et qui se rejoignent un peu au-dessous du sommet du noyau.

Origine des lames de déhiscence. — Dans une coupe transversale (*4*, fig. 28) faite au-dessous du sommet d'un fruit très jeune, on voit que chaque carpelle est replié en dedans le long d'une nervure située à une certaine distance de chacun de ses deux bords ; ceux-ci viennent en contact au centre du pistil et s'y soudent. Les deux bords ainsi repliés et soudés sont concrescents dans toute leur longueur avec la partie correspondante de l'autre carpelle, ce qui forme la cloison. La partie médiane des carpelles est exactemement appliquée contre cette cloison, de sorte que la cavité du fruit est réduite à une simple fente, qui se traduit sur la coupe par une ligne arquée bordée par un épiderme interne très reconnaissable, *éi*, entouré lui-même par le parenchyme carpellaire d'où dérivera le noyau. Le futur noyau est entouré par le cercle des faisceaux carpellaires, qui y sont même un peu enchâssés.

Vers la base du jeune fruit, autour de la graine en développement, une cavité ovoïde s'accroît, qui écarte peu à peu les deux faces de la paroi. Ce mouvement progressif d'écartement se fait de bas en haut ; la loge arrondit ainsi complètement son pourtour à la base même du fruit, mais dans les deux tiers supérieurs les deux plis latéraux ne se déploient pas totalement (*5*, fig. 28).

Pendant la maturation, la couche karyogène se divise, dans

le *C. mas*, en deux zones. Les cellules de la zone interne contiguës à l'épiderme interne s'allongent tangentiellement; celles de la zone externe restent isodiamétriques. Quelques cellules, disséminées çà et là, de cette zone externe, grossissent beaucoup : elles deviendront, comme l'a montré Lampe (1), les fausses cavités aérifères signalées plus haut, pendant que les autres donneront du sclérenchyme ordinaire, à membranes canaliculées. Les cellules allongées de la zone interne, y compris l'épiderme, deviennent des fibres. Leur sclérification commence au milieu de chaque face de la loge; elle ne gagne que lentement les angles, et particulièrement leurs prolongements laminaires, dont les deux faces adhèrent. Les cellules de la zone externe placées contre le fond de ces sinus, orientées elles-mêmes en éventail resserré, par le reploiement carpellaire, se sclérifient en dernier lieu. Ces zones ployées, par la persistance plus grande de leur plasticité, permettent l'accroissement en diamètre du fruit et de la graine.

Dans les *C. sanguinea* et *C. alba*, la différenciation du noyau en deux zones ne se fait pas, ou bien est peu marquée.

Conclusions relatives aux Cornées. — En résumé, *les loges du noyau des* Cornus *s'ouvrent, à la germination, par la chute d'un opercule circonscrit par deux plis formés à quelque distance des deux bords carpellaires le long de deux nervures.* Ces plis sont en grande partie conservés dans le fruit mûr, et sont en outre marqués par une orientation spéciale des éléments du péricarpe, ainsi que par une sclérification plus tardive et moins poussée.

RENONCULACÉES

Les Renonculacées appartenant aux tribus des Clématitées, des Anémonées et des Renonculées ont pour fruit un polyakène. Chaque akène contient une seule graine, dont la radicule est, suivant les tribus, supère ou infère.

(1) Paul Lampe, Zur Kenntniss des Baues und der Entwickelung Saftiger Früchte (*Zeitschr. für die gesamm. Naturwissenschaften*, LIX, 1886).

Tribu des CLÉMATITÉES

Germination. — L'akène est fusiforme dans le *Clematis Vitalba* (*C*, fig. 29), aplati et bordé d'un bourrelet dans le *Cl. recta* et le *Cl. Flammula*. Chez ces trois espèces, il est prolongé au sommet par un style très développé, plumeux, montrant sur sa face ventrale une étroite gouttière médiane. La radicule de l'embryon est supère. A la germination, sa croissance fait fendre la base du style, d'abord du côté ventral, puis du côté dorsal. Les deux fentes se prolongent ensuite le long de la ligne suturale et de la nervure dorsale, et l'embryon se dégage ainsi complètement du péricarpe (C_2, fig. 29).

Structure du fruit. — La couche scléreuse du fruit est exclusivement formée de l'épiderme interne, dont les cellules sont allongées en fibres méridiennes à parois épaisses. Dans le *Cl. Vitalba*, la croissance transversale du fruit dissocie même cette assise, qui paraît discontinue en coupe transversale.

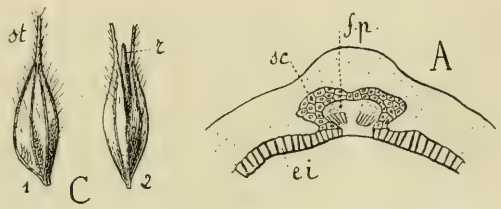


Fig. 29. — *C* : *1*, akène de *Clematis Vitalba* vu de côté, le style *st*, est incomplet ; *2*, le même akène, germant, vu par le bord sutural ; *r*, radicule. *A*, coupe transversale du bord sutural de l'akène d'*Anemone nemorosa* : *fp*, faisceaux placentaires ; *sc*, anneau scléreux qui les entoure ; *éi*, épiderme interne.

Au sommet du fruit, la suture ventrale est nettement visible, les deux épidermes de bordure des carpelles sont distincts ; mais elle s'efface complètement un peu plus bas, la soudure des bords carpellaires devient intime. L'épiderme interne, devenu alors continu, se sclérifie peu en face des faisceaux placentaires accolés, autour desquels se constitue un étui scléreux incomplet, mince en son milieu, raccordé en apparence par ses bords avec l'assise des fibres épidermiques, aux deux endroits où cesse leur lignification (*A*, fig. 29). Autour de la nervure dorsale, une disposition analogue se produit.

Dans le *Cl. Flammula* et le *Cl. recta*, les étuis scléreux sont flanqués de chaque côté d'un massif de grosses cellules

ponctuées, faiblement épaissies et lignifiées, seulement indiqué dans le *Cl. Vitalba*. Cette structure le long des lignes ventrale et dorsale favorise donc la déhiscence à la germination.

Tribu des ANÉMONÉES

Les akènes des Anémones sont fusiformes avec un style long et plumeux (*Anemone Pulsatilla*), ou ovoïdes à style court, en pointe (*A. nemorosa*, *A. ranunculoides*...). Ils ne contiennent qu'une seule graine à radicule supère.

Le péricarpe de l'akène germant s'ouvre au sommet, par deux fentes qui s'étendent également vite le long des deux bords dorsal et ventral. La structure du fruit est très semblable à celle des akènes des Clématites (*A*, fig. 29).

Les fruits des *Thalictrum* sont ovoïdes avec des côtes saillantes (*T. flavum*, *T. medium*...) ou même développées en ailes (*T. aquilegifolium*). Rien à l'extérieur n'indique *a priori* les lignes d'ouverture. Le fruit germant s'ouvre, sous la base persistante du style, par des déchirures qui se produisent, sans régularité, dans les intervalles des côtes. La paroi du fruit mûr comporte un épiderme interne à fibres longitudinales épaissies, sur la coupe, en U ouvert au dehors. Les faisceaux conducteurs, flanqués au dehors d'un cordon de fibres, sont noyés dans un parenchyme à grosses cellules ponctuées, continu, moins épais entre les faisceaux. Ni le long de la ligne dorsale, ni le long de la ligne ventrale, on ne voit d'indication d'ouverture possible.

Les akènes des *Adonis* sont vaguement triquètres. La couche externe du péricarpe, parenchymateuse, se détruit très vite sur le sol. Il reste une sorte de noyau osseux, à surface rugueuse ; sa ligne suturale est très visible, sa ligne médiane dorsale forme une carène assez aiguë, surtout vers le sommet. Il s'ouvre à la germination, depuis le sommet, par une fente ventrale à bords nets, comme décollés, et une fente dorsale à bords granuleux.

La couche scléreuse se compose, comme l'a décrit Lonay (1),

1) Lonay, Structure du péricarpe chez les Renonculacées (*Mém. de la Soc. des Sciences*, Liége, 1901).

de 5 assises de cellules sclérifiées, et d'un épiderme interne à parois cellulaires lignifiées, à éléments plus ou moins allongés transversalement. La suture ventrale, très nette, est bordée par une double rangée de cellules épidermiques allongées en fibres longitudinales, à lumières très réduites. Son décollement est donc facile. Le long de la nervure dorsale, les cellules de l'épiderme interne changent aussi de direction : elles deviennent longitudinales ; les cellules scléreuses externes deviennent, à cette place, un paquet d'étroites fibres longitudinales, dans lequel est en partie enfoncée la nervure médiane. Cette variation d'orientation et de structure doit être imputée à la formation d'un pli médian du carpelle, très net dans le fruit jeune, effacé peu à peu grâce au développement de la graine, dans la majeure partie du fruit mûrissant, mais persistant à son sommet.

Tribu des RENONCULÉES

Dans beaucoup d'espèces (*Ranunculus acris*, *R. Lingua*, *R. repens*, *R. aquatilis*...), l'akène des Renoncules est caréné dorsalement, par suite de la persistance d'un pli carpellaire le long de la nervure médiane. Chez d'autres, ce pli s'efface pendant le développement du fruit qui devient globuleux (*Ficaria*) ou présente un méplat dorsal (*R. arvensis*) ; il ne s'observe plus guère qu'au sommet ou à la base de l'akène, où il est marqué sur la coupe transversale par un rétrécissement de la cavité en ovale biangulaire.

Partout, l'akène renferme une seule graine, dont la radicule infère est engagée dans le fond rétréci de la cavité : l'ouverture du péricarpe à la germination commence donc dans toutes les espèces par la base, que perce la radicule (*R*, fig. 30). Deux fentes suivent la ligne de suture et la ligne médiane dorsale, gagnent souvent le sommet du fruit, séparant complètement les deux valves dont l'écartement libère la plantule.

Dans toutes les espèces de *Ranunculus* la couche scléreuse, exactement décrite, à part quelques détails, par Lonay (1),

(1) Lonay, *loc. cit.*

est constituée par la partie profonde du mésophylle carpellaire. Elle comprend 5 à 7 assises de cellules 4 à 5 fois plus allongées suivant une de leurs dimensions et orientées souvent irrégulièrement (*R. arvensis*), ordinairement plutôt dans le sens de l'axe. Le long de la ligne médiane dorsale, elles deviennent ordinairement plus étroites et plus longues, et parfaitement orientées en direction longitudinale (F_1, fig. 30).

Exception faite des *Ficaria*, où il reste cellulosique, à cette couche scléreuse s'ajoute l'épiderme interne dont les cellules s'allongent en fibres à parois épaisses, à direction tangentielle (sauf *R. repens* et quelques autres espèces) ; leur direction

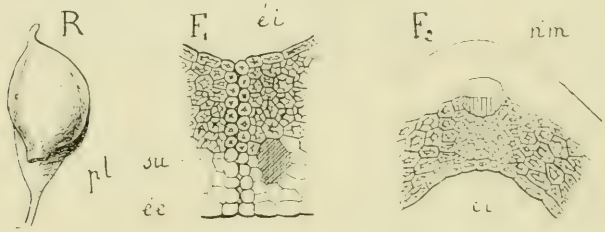


Fig. 30. — *R*, fruit germant de *Ranunculus acris*; *pl*, plantule. F_1, zone suturale du fruit de *Ficaria ranunculoides*. F_2, zone dorsale du même ; *nm*, nervure médiane ; *éi*, assise scléreuse la plus interne.

devient longitudinale au fond du pli dorsal, même quand celui-ci est effacé à maturité.

Dans tous les cas, la suture ventrale, bordée de fibres étroites à parois épaissies, est très nettement conservée (F_1, fig. 30).

Conclusions relatives aux Renonculacées à akènes. — En résumé, à part les *Thalictrum*, les Renonculacées à fruits indéhiscents ont une ouverture de germination à la fois suturale et dorsale. Chez presque toutes, la ligne suturale est nettement marquée. Chez beaucoup, il est possible de montrer que les modifications structurales de la ligne dorsale proviennent d'une plicature médiane du carpelle. Enfin, tandis que chez les Renonculées, où la radicule est infère, l'ouverture commence à la base, elle commence au sommet chez les Clématitées et les Anémonées, à radicule supère.

ROSACÉES

Toutes les tribus de la famille des Rosacées, à part celle des Spirées, ont des espèces à fruits indéhiscents, akènes ou drupes, qui entrent dans le cadre de cette étude.

Tribu des PRUNÉES

Le fruit est une drupe ; il dérive d'un pistil à un seul carpelle biovulé déprimé en forme de cuiller, ployé plus ou moins tôt le long de sa nervure médiane, et dont les bords rapprochés se soudent. Le noyau, souvent épais, renferme généralement une seule graine, parfois deux, à radicule supère.

1° Série des Pruniers

Description du noyau, sa rupture à la germination. — Les Pruniers (*Prunus domestica*, *P. insititia*, *P. spinosa*...) ont un noyau ovoïde comprimé latéralement, plus ou moins allongé suivant les espèces ou les variétés (P_1, fig. 31). Le bord dorsal se renfle en un bourrelet creusé d'une gouttière très accusée, logement de la nervure médiane du carpelle. Le bord ventral, plus élargi, montre une dépression linéaire médiane décelant la ligne d'union des bords carpellaires. La cavité du noyau, dont la section transversale est, dans le tiers inférieur, ovale arrondie, devient vers le haut de plus en plus anguleuse, surtout du côté dorsal. Au sommet, la cavité très rétrécie se dilate seulement dans l'axe pour loger la radicule. A la germination, le noyau se fend d'un seul coup le long de la suture ventrale, puis rapidement le long de la gouttière dorsale, mais progressivement à partir du sommet. Les deux lèvres de la fente ventrale sont lisses, brillantes, creusées d'une gouttière oblique (passage des funicules) , elles semblent seulement décollées ; celles de la fente dorsale sont granuleuses, plus irrégulières (P_2, fig. 31). Les deux moitiés du noyau se détachent ainsi complètement, et la graine gonflée se libère ; généralement, les téguments de la graine ne sont déchirés qu'ensuite par l'embryon croissant. C'est donc ici le gonflement global

de la graine germant qui surtout cause la déhiscence; cependant l'accroissement plus précoce de la radicule explique que la fente dorsale soit progressive. Soumis à une sécheresse prolongée, et surtout à des alternances de sécheresse et d'humidité, ce qui est leur sort normal lorsqu'ils sont sur le sol, les noyaux des pruniers s'ouvrent spontanément par une fente ventrale qui dans les plus allongés (Quetsches, par exemple) peut atteindre 1 millimètre de large, et dorsalement par une crevasse plus étroite. Ces noyaux sont donc presque déhiscents et nous verrons que leur structure permet de leur appliquer les règles du mé-

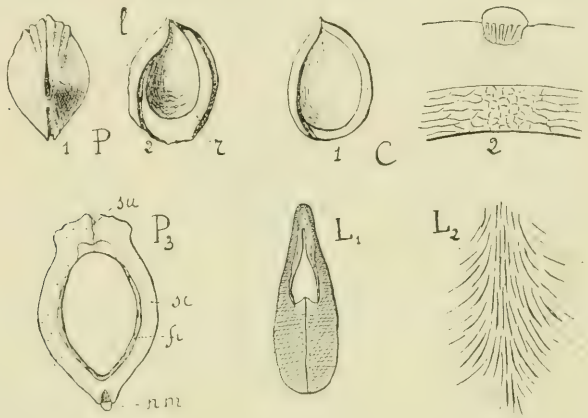


Fig. 31. — *Prunus insititia* : P_1, noyau vu par sa base. P_2, l'une des valves du noyau ouvert : *l*, surface lisse ; *r*, surface rugueuse. P_3, coupe transversale du noyau : *su*, suture ; *nm*, nervure médiane du carpelle ; *sc*, tissu scléreux ; *fi*, fibres équatoriales. *Prunus Padus* : C_1 une des valves du noyau ; C_2, coupe transversale de la ligne dorsale. *Prunus Lauro-Cerasus* : L_1, coupe transversale vers le haut du noyau ; L^2, orientation des fibres internes, le long de la ligne dorsale.

canisme de la déhiscence active indiquées par Leclerc du Sablon (*loc. cit.*).

Le noyau des Abricotiers, plus ovoïde que celui des Pruniers, est moins aplati au sommet, moins anguleux le long de la ligne dorsale. Le long de celle-ci, la nervure médiane est logée dans un canal complet, ouvert seulement aux deux bouts.

Le mode d'ouverture est le même que celui du noyau des Pruniers, et donnerait lieu à des remarques analogues. Il en serait de même, à des degrés divers, des noyaux du Pêcher et de l'Amandier.

Structure des noyaux (P_3, fig. 31). — Ils se composent d'une

couche externe de cellules scléreuses un peu allongées dans le sens longitudinal, et d'une zone interne de fibres équatoriales, interrompue du côté de la suture, et dérivant de l'épiderme interne par multiplication (1). Du côté ventral, la couche scléreuse est traversée par la double lame cellulaire épidermique, restée cellulosique même à complète maturité, des bords carpellaires soudés, et par la masse fasciculaire molle, obliquement ascendante, des funicules. L'ouverture, à la germination, y est donc facile. Du côté dorsal, le faisceau médian est fortement enfoncé dans la zone scléreuse externe, qui le déborde même en dehors dans l'Abricotier. De plus, les fibres équatoriales des couches les plus externes de la zone intérieure du noyau prennent à cet endroit une direction radiale, chevronnant d'un côté à l'autre, et forment ainsi une lame verticale dirigée, à travers la zone scléreuse externe, vers le faisceau. Cette disposition est surtout très nette à mesure qu'on s'approche du sommet du fruit, où la plicature dorsale du noyau est restée visible. La lignification du noyau, à un niveau donné, n'atteint qu'en dernier lieu cette lame.

2° Série des Cerisiers.

Dans le *Prunus Padus* et le *P. Lauro-Cerasus*, le noyau ovoïde globuleux se termine au sommet en pointe anguleuse. Le pli dorsal du carpelle, très net au tiers supérieur, s'efface dans la portion inférieure. Les noyaux des *Prunus Mahaleb*, *P. avium*, *P. Cerasus* (diverses variétés) sont plus régulièrement ovoïdes, parfois presque globuleux. La germination se fait comme pour les Pruniers, mais le plus souvent la fente dorsale, régulière au sommet, devient irrégulière plus bas. Tous ces noyaux, soumis à des alternances d'humidité et de sécheresse, s'ouvrent par une étroite fente suturale.

La paroi du noyau est encore composée de deux zones, l'interne à fibres circulaires, l'externe à sclérites un peu allongées verticalement; la ligne ventrale offre les mêmes particularités que dans les Pruniers (L_1, C_1, fig. 31). Vers la ligne dorsale, les

(1) Garcin, Recherches sur l'histogénèse des péricarpes charnus (*Ann. Sc. Nat.*, *Botanique*, 1890).

fibres de la zone interne se recourbent peu à peu et se redressent jusqu'à devenir verticales (L_2, C_2). A cette place, les cellules scléreuses de la couche externe subissent aussi un léger changement d'orientation, elles s'allongent radialement vers la nervure médiane. Enfin, toute cette région subit un retard de différenciation. Ces variations de structure de la ligne médiane dorsale sont surtout nettes dans la moitié supérieure du noyau.

En résumé, à la germination, le noyau des Prunées s'ouvre normalement par une fente ventrale résultant de l'écartement des bords carpellaires appliqués par leurs épidermes non lignifiés. Cette déhiscence passive est due au gonflement global de la graine germant ; mais il peut y avoir, par dessiccation, une déhiscence active, due à l'existence dans le sclérocarpe de deux zones différentes d'éléments lignifiés. *Il n'y a donc ici qu'une perte partielle due au raccourcissement du fruit, de la déhiscence folliculaire*, caractéristique des Spirées.

A cette déhiscence suturale vient s'ajouter la formation d'*une fente dorsale*, plus irrégulière, préparée par des variations de structure *le long d'un pli médio-carpellaire persistant, au moins partiellement, dans le noyau mûr.*

Tribu des PIRÉES

1° *Cotoneaster Pyracantha.* — Le fruit du *Buisson ardent* est ordinairement décrit comme une drupe à 5 noyaux trigones, saillant par leur sommet au fond de l'œil. En réalité, chacun de ces noyaux (Co_1 et Co_2, fig. 32), libre à sa partie supérieure, est un akène, soudé dans sa moitié inférieure par sa seule face dorsale avec la face interne de la coupe devenue charnue, due à la concrescence à leur base des pièces florales externes. L'angle ventral de chaque akène est marqué d'une fine gouttière (suture) ; il se termine en haut à la base durcie du style, en bas à l'orifice d'entrée des faisceaux placentaires. La graine, unique, renferme un embryon droit, à radicule supère.

La germination se fait facilement. Une fente nette suit la suture ventrale ; elle est suivie d'une autre qui partant du sommet, longe le milieu de la face dorsale ; les deux moitiés du

péricarpe se séparent complètement, pendant que se déchirent les téguments de la graine, et qu'apparaît la radicule.

Le péricarpe mûr comprend deux zones : l'externe à cellules scléreuses isodiamétriques, recouverte sur les faces latérales et la moitié supérieure de la face dorsale par l'épiderme externe à cellules petites et lignifiées, contiguë sur la moitié inférieure de la face dorsale à la coupe charnue ; l'interne à fibres équatoriales courtes (3 assises), séparée de la précédente par

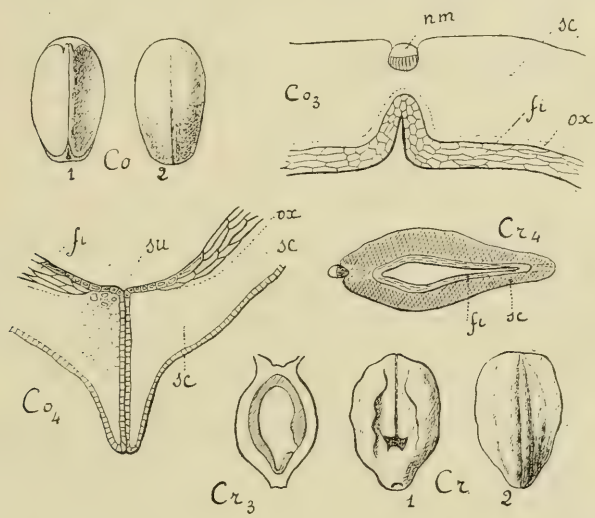


Fig. 32. — *Cotoneaster Pyracantha* : Co_1, noyau vu par sa face suturale ; Co_2, le même, face dorsale. Co_3, coupe de la région médio-dorsale : *nm*, nervure médiane ; *sc*, tissu scléreux ; *fi*, fibres de la zone interne ; *ox*, assise oxalifère ; Co_4, coupe de la région suturale ; *su*, suture. *Cratægus monogyna* : Cr_1 noyau, face suturale ; Cr_2 noyau, face dorsale ; Cr_3, coupe longitudinale du fruit ; Cr_4 coupe transversale du talon inférieur du noyau.

une assise à cristaux, et dérivant de l'épiderme interne. Le long de sa ligne médiane, cette zone présente sur sa face interne un enfoncement angulaire de la cavité : là, elle s'amincit, et ses fibres se redressent et deviennent longitudinales (Co_3, fig. 32). En face, dans la moitié inférieure du fruit, la zone scléreuse externe montre une dépression où se loge la nervure médiane du carpelle. La rupture du péricarpe, en cet endroit, est donc facilitée.

Sur la ligne médiane ventrale, l'épiderme externe se replie le long des bords carpellaires, en gardant ses caractères, mais

en se lignifiant moins. La fissilité de la double lame épidermique est donc grande (Co_4, fig. 32).

2° *Cratægus Oxyacantha* et autres espèces d'aubépines. — Les noyaux (Cr_1, et Cr_2, fig. 32) ne sont libres que dans une faible portion de leur partie supérieure. La face dorsale du noyau offre un bourrelet médian légèrement creusé en gouttière (logement de la nervure médiane) qui se prolonge en un talon inférieur où est logée la radicule, qui est ainsi infère (Cr_3). Au-dessus de ce talon, sur la face ventrale, se trouve l'orifice d'entrée des faisceaux, à partir duquel se voit nettement la suture ventrale. Le noyau se double extérieurement d'une zone scléreuse fragile incomplète, développée dans la chair du fruit, et qui, peu adhérente, tombe par décomposition de cette chair.

La germination ne se fait que pendant la deuxième année après la maturité : elle est analogue à celle des *Cotoneaster* ; mais elle commence à la base du noyau, par la rupture du talon qui contient la radicule. Celui-ci a une cavité aplatie latéralement (Cr_4) ; la paroi scléreuse, composée d'une zone externe à sclérites isodiamétriques, et d'une interne à fibres circulaires, présente sur son pourtour anguleux des modifications dans l'orientation de ses éléments : ceux-ci se disposent dans le plan même d'aplatissement. Ces modifications se continuent tout le long de la ligne dorsale. Quant à la suture ventrale, elle est moins nette que dans les Cotoneaster, la soudure des deux épidermes étant plus accentuée, et ses éléments s'étirant en fibres disposées obliquement, presque radialement.

3° *Mespilus germanica*. — Les Néfliers ont des noyaux assez semblables à ceux des Aubépines, mais aplatis latéralement en forme de croissants, avec un enfoncement très profond de la nervure médiane. Le rétrécissement périphérique du fruit est beaucoup plus net que dans les *Cratægus*, et la rupture à la germination plus facile encore.

4° Les *Pirus* (Poiriers, Pommiers, Sorbiers) ont souvent cinq noyaux à parois parcheminées, formées d'une ou de plusieurs (*Malus baccata*) assises de fibres diversement orien-

tées, disposées par plages engrenées. Ces noyaux, qui contiennent chacun deux graines, sont comprimés latéralement, et leurs lignes suturale et dorsale sont très anguleuses. Le long de ces deux lignes, les fibres se redressent, et leur deviennent tangentes; le noyau s'y déchire, comme on sait, très facilement.

En résumé, *le noyau des Pirées s'ouvre*, comme celui des Prunées, *à la fois le long de la suture, et le long d'un pli carpellaire médian.* Dans cette tribu, ce dernier est plus accentué que dans les Prunées, mais en revanche, *par une sorte de balancement, la suture est souvent moins nette.*

Tribu des ROSÉES

Le fruit multiple des Rosiers consiste en de nombreux akènes monocarpellaires, à style terminal, libres dans le réceptacle creusé en coupe charnue, à la surface de laquelle ils sont attachés par leurs bases. Ils prennent des formes variables (R_1, fig. 33), par suite des compressions mutuelles qu'ils subissent pendant leur développement. Mais on peut toujours reconnaître leur ligne suturale, ordinairement anguleuse et marquée d'une fine gouttière, et leur nervure médiane, distincte sous l'aspect d'une ligne blanchâtre du reste jaune ou brun de l'akène. La cavité du fruit est souvent anguleuse, surtout au sommet, en face de ces deux lignes : elle contient une seule graine à radicule supère.

La germination n'a lieu que pendant la seconde année après la maturité du fruit. Le péricarpe se fend, à partir du sommet, suivant la ligne suturale et la ligne médiane dorsale.

La structure du péricarpe, décrite par Kraus (1) pour le *Rosa arvensis*, est sensiblement la même pour plusieurs autres espèces que j'ai aussi étudiées (*R. pimpinellifolia*, *R. canina*, *R. gallica*, Rosiers hybrides...) La couche scléreuse (R_2, fig. 33), épaisse et dure, recouverte de quelques assises de parenchyme et d'un épiderme à cellules hautes, comprend trois zones.

(1) *Loc. cit.*

La zone externe est formée de grandes cellules poreuses, allongées radialement, *cp* ; la zone moyenne à fibres verticales, *fl*, est moins épaisse, une assise à cristaux, *ox*, la sépare de la précédente ; enfin la zone interne a des fibres équatoriales, *fe*.

Dans le tiers supérieur du fruit, les deux bords rapprochés du carpelle sont simplement juxtaposés par leurs épidermes sclérifiés. La fente suturale, *su*, est préformée à a germination. Au-dessous del'attache des ovules, la fente se referme par soudure, mais on peut reconnaître, tout au moins dans la partie externe, la surface de soudure des deux épidermes (R_3, fig. 33). Cette surface se prolonge vers l'intérieur par une lame verticale de fibres à orientation radiale, qui viennent se raccorder latéralement avec les fibres des deux zones internes de la couche scléreuse. Le long de la ligne dorsale, une disposition analogue s'observe ; de sorte qu'une coupe transversale faite dans la moitié inférieure du fruit montre au dos comme au ventre du fruit une sorte d'éperon, *é*, de fibres radiales prolongeant vers la surface externe, à travers presque toute l'épaisseur du péricarpe, les deux zones internes de fibres.

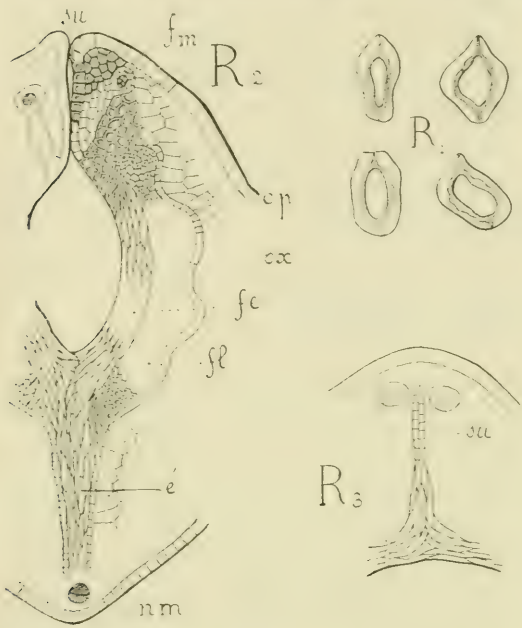


Fig. 33. — R_1, coupes transversales au milieu de divers akènes de *Rosa arvensis*. R_2, coupe transversale passant vers le tiers supérieur d'un akène de *Rosa pimpinellifolia* : *su*, suture ; *nm*, nervure médiane ; *fm*, faisceau marginal ; *fe*, fibres internes à direction équatoriale, formant un éperon radial, *é*, vers la nervure médiane ; *fl*, fibres longitudinales ; *ox*, assise à oxalate ; *cp*, cellules ponctuées. R_3, coupe transversale de la suture vers le milieu, il s'y forme un éperon radial de fibres analogue à l'éperon dorsal.

Ce sont ces deux lames transversales qui permettent la rup-

ture du fruit. Il est bon de remarquer qu'elles se lignifient tardivement.

On pourrait à première vue les considérer comme appartenant à l'épaisseur même des couches qu'elles traversent. Elles enveloppent en réalité un reploiement, sur tout le pourtour, de la paroi du fruit, produisant un rétrécissement de sa cavité. Les deux faces du pli viennent en contact et se soudent ; comme elles sont limitées chacune par une zone de fibres équatoriales, provenant de la multiplication de l'épiderme interne, leur union forme une lame qui semble d'origine unique. Une indication de cette plicature subsiste, dans le fruit mûr : c'est le fait que l'assise à cristaux contourne les deux éperons dans toute leur surface externe.

La surface externe du fruit se régularise par un plus grand développement des tissus sur le milieu de chaque valve. Quant à la cavité interne, circularisée en apparence par le développement de la graine, elle se prolonge virtuellement à travers la paroi dorsale et la paroi ventrale.

En résumé, *les akènes des Rosiers s'ouvrent, à la germination, par deux fentes commençant au sommet : l'une provient du décollement des bords carpellaires, l'autre provient du décollement des deux faces internes d'un pli carpellaire formé le long de la nervure médiane.*

Tribu des FRAGARIÉES

Description des fruits et germination. — J'ai observé la germination des fruits d'une dizaine d'espèces de Potentilles (*Potentilla verna*, *P. reptans*, *P. Anserina*, *P. supina*, *P. argentea*, *P. recta*,....), de trois espèces de Fraisiers (*Fragaria vesca*, *F. elatior*, *F. indica*) et du *Comarum palustre*. Tous ces fruits sont de petits akènes, dérivant de carpelles isolés, fermés, à style presque gynobasique par suite du grand développement vers le haut de la face dorsale, qui devient gibbeuse. Leur sommet apparent n'est donc en réalité que celui d'une bosse dorsale. Tous sont comprimés latéralement avec une carène dorsale qui se recourbe au sommet et se continue, plus on

moins nettement, jusqu'au point d'attache du style. Au-dessous de celle-ci, sur la ligne ventrale courte, se trouve la cicatrice d'attache de l'akène. La cavité, en forme de lentille irrégulière, contient une seule graine ; la radicule de l'embryon est logée dans la saillie supérieure, qui prend souvent la forme d'un bec aplati et courbe (*C*, *Pr*, *Ps*, *F*, fig. 34).

A la germination, qui peut s'obtenir quelques jours après la maturité, la radicule croissant fend en deux ce bec, le long de sa carène ; deux fentes suivent alors le bord dorsal et le bord ventral, séparant souvent totalement deux valves qui dans leur écartement dégagent complètement la plantule.

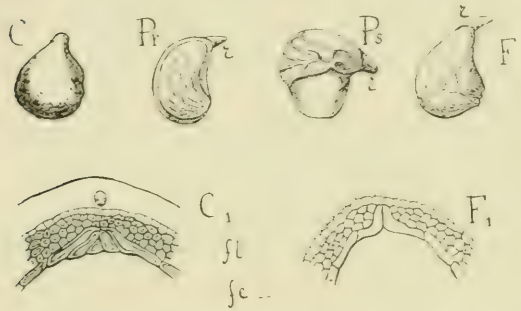


Fig. 34. — *C*, akène de *Comarum palustre* ; *Pr*, akène germant de *Potentilla reptans*; *Ps*, akène germant de *P. supina*; *F*, akène germant de *Fragaria* ; C_1, coupe transversale de la ligne médiane dorsale de *Comarum*; F_1, coupe analogue de *Fragaria indica* ; *fe*, fibres équatoriales ; *fl*, fibres longitudinales.

Dans les Ronces (*Rubus cæsius.*, *R. fruticosus*) et les Framboisiers (*R. idæus*) le fruit est un assemblage de petites drupes ayant chacune un noyau dur. Ce noyau rappelle un peu dans sa forme les akènes des Potentilles; mais la ligne dorsale s'y est développée en bosse au sommet et à la base : il est ainsi bordé sur presque tout son pourtour d'une carène saillante. Ses faces sont creusées d'alvéoles polygonaux entourés de crêtes qui viennent se terminer à la carène dorsale. L'ouverture du noyau se fait, à partir du sommet, en deux valves qui se séparent souvent complètement.

Structure des fruits. — L'étude anatomique du fruit des Fragariées a été esquissée par Kraus (1). Elle a été reprise par Tschierschke (2), qui a signalé, très explicitement, pour le *Potentilla Anserina* et le *Fragaria vesca*, les dispositions anato-

(1) G. Kraus, *Loc. cit.*

(2) Tschierschke, *Beitr. zur vergleichenden Anatomie und Entwicklung einiger Dryadeen Fruchte* (*Zeitschr. für die ges. Naturwiss*, Bd. LIX, 1886).

miques favorisant l'ouverture. Voici le résumé des observations de ce dernier auteur sur le *P. Anserina*. La couche scléreuse est à deux zones : l'externe à fibres longitudinales, l'interne à une seule assise de fibres équatoriales. Le long du bord ventral, et surtout le long du bord dorsal, la « Hartschicht » s'avance plus loin dans le parenchyme. Les cellules de la couche interne se placent peu à peu dans une direction plus radiale ; leur dimension transversale s'accroît, tandis que la longitudinale décroît, de sorte qu'elles offrent une apparence plus parenchymateuse. Cette disposition est « évidemment destinée à faciliter la déhiscence du fruit lors de la germination ».

J'ai retrouvé cette disposition, avec des variantes, dans toutes les Potentilles que j'ai étudiées, et dans les *Comarum*. Je n'ai à ajouter que quelques remarques aux observations de Tschierschke : 1° La forme la plus simple de la disposition décrite plus haut se voit dans le *Comarum* (C_1, fig. 34), où les cellules de la ligne dorsale se raccourcissent tangentiellement sans augmenter radialement, et forment une sorte d'éventail de 3-4 éléments ; elle se retrouve dans quelques Potentilles ; mais chez d'autres les cellules tendent à s'allonger radialement, disposition qui devient la règle chez les *Fragaria*, où, comme l'indique l'auteur cité, elles traversent complètement la zone externe (F_1, fig. 34). 2° Les cellules ainsi modifiées subissent toujours un retard de lignification. 3° Les fibres de la zone externe, en dehors de la région d'ouverture, sur les flancs du fruit, sont dirigées assez obliquement. Vers la carène, elles se placent eu long, parallèlement entre elles. 4° Enfin, entre la base du style et la cicatrice d'attache, la ligne ventrale montre nettement la double lame épidermique des bords carpellaires unis.

Toutes ces dispositions rappellent donc, en moins marqué, celles que j'ai signalées plus haut pour les *Rosa*.

Le noyau des *Rubus* comprend aussi deux zones : l'interne, à fibres équatoriales, est à plusieurs assises ; l'externe, à fibres méridiennes, est épaissie le long des cordons superficiels signalés plus haut, où les fibres deviennent flexueuses. Le long de la ligne carénale, la zone interne présente en coupe transversale

une sorte de chevronnement, dû à ce que les fibres des deux faces viennent se rencontrer obliquement. Il y a même, pour les assises les plus externes, passage à la direction verticale. Cette disposition, l'absence des cordons externes sinueux, le retard de sclérification de cette région, en font une ligne de faible résistance. Le chevronnement des fibres de la zone interne, joint à la présence d'un angle assez net, nous autorise à voir l'origine de cette structure dans un pli du carpelle le long de sa ligne médiane.

L'akène du *Geum urbanum*, qui a un style terminal, et une couche dure à une seule assise de fibres longitudinales, s'ouvre en germant par une fente partant du sommet et empruntant la suture ventrale. Parfois la ligne médiane dorsale se fend aussi.

En résumé, les fruits des Fragariées, akènes ou noyaux, s'ouvrent tous, à la germination, *le long d'une fente suturale courte. Mais, par suite du grand développement de leur bord dorsal, et du pli médian formé le long de celui-ci, leur principale fente de déhiscence est une fente dorsale.*

Tribu des POTÉRIÉES

Les *Alchimilla*, à style basal, montrent des dispositions semblables à celles des Fragariées. Visibles encore dans les *Poterium*, elles s'atténuent chez les *Agrimonia*, chez lesquels le fruit est entouré par le calice accru et durci. La libération de la plantule, dans les deux derniers genres, se complique donc d'une déchirure de l'enveloppe calicinale qui par substitution physiologique devient le principal appareil protecteur. Dans les *Agrimonia*, celle-ci présente 10 côtes longitudinales de sclérenchyme entourant des faisceaux et séparées par des intervalles plus petits. A la germination, deux de ces intervalles se déchirent, en même temps que le péricarpe, sous la pression des embryons.

Conclusions relatives aux Rosacées à fruits indéhiscents. — En général, *les akènes et les noyaux, monocarpellaires, des*

Rosacées, s'ouvrent le long de la ligne de suture des bords carpellaires. A cette déhiscence suturale s'ajoute, dans la majorité des cas, une rupture de la ligne dorsale, déterminée anatomiquement par des variations de structure, morphologiquement par un reploiement du carpelle en dedans, le long de sa nervure médiane. Dans les types moyens, cette seconde rupture est équivalente à la première : ils rappellent la déhiscence des gousses de Légumineuses (*Rosa*, certains *Prunus*). Dans les types extrêmes, l'une des deux domine : soit la déhiscence ventrale, ce qui rappelle les Rosacées Spirées (*Prunus Laurocerasus*), soit la déhiscence dorsale (*Potentilla*, *Fragaria*).

LÉGUMINEUSES

Le fruit monocarpellaire s'ouvre normalement à maturité par deux fentes qui suivent la suture ventrale et la nervure dorsale : c'est une gousse. La nervure dorsale est souvent marquée extérieurement par une carène aiguë (Haricot, Pois, Robinier) correspondant à un reploiement très accentué du carpelle. C'est à ce reploiement le long de la ligne dorsale, amenant une gêne de développement et un retard de lignification, qu'est due l'interruption en cet endroit de la couche scléreuse du fruit, notamment du faisceau fibreux dorsal de la nervure, si nette dans le *Robinia pseudo-Acacia*, par exemple.

Dans un assez grand nombre de Papilionacées, la déhiscence normale n'a pas lieu. Dans les Trèfles et les Mélilots les gousses, petites, ont une déhiscence tardive rare, ou sont indéhiscentes. Dans ce dernier cas la libération des graines peut se faire sur le sol par destruction du péricarpe, dont la zone scléreuse est faible, sous l'action du *Bacillus Amylobacter* ; ou bien les graines, en germant, ouvrent ce même péricarpe suivant ses lignes de déhiscence normale.

Dans le genre Luzerne (*Medicago*), où les gousses sont plus ou moins enroulées en spirale, l'ouverture de la gousse se fait parfois à maturité, le long de la ligne dorsale, par détachement du filet fibreux entier qui longe la nervure médiane. Il se produit là une déchirure du parenchyme qui relie ce filet au reste des tissus (Leclerc du Sablon).

Le plus souvent, les gousses sont indéhiscentes, et, à la germination, les plantules se libèrent de diverses façons : souvent les radicules percent les flancs du péricarpe, pendant que les cotylédons sortent par les fentes dorsales ou ventrales (1).

Les fruits indéhiscents des *Onobrychis*, à une seule graine, sont amincis le long de leur ligne dorsale en arête tranchante. La ligne suturale est aplatie. Les flancs sont creusés d'alvéoles entourés de cordons saillants, durs, hérissés de pointes. L'ouverture, du côté ventral, est rendue impossible par le développement, en dehors du double faisceau placentaire, d'une large lanière fibreuse unie par ses deux bords à la couche sclérreuse. Du côté dorsal, au contraire, la couche sclérreuse amincie offre une solution de continuité. Sur les flancs, le péricarpe est très mince au fond des alvéoles : lors de la germination, la radicule croissante perce la paroi en l'un de ces points, puis les cotylédons écartent les deux valves du fruit et sortent par une fente dorsale, soulevant le péricarpe ainsi transpercé.

Dans un certain nombre de genres, la gousse se divise à maturité en articles monospermes, indéhiscents. Pas plus que dans les Crucifères, où s'observe aussi ce phénomène, les intervalles entre logettes ne correspondent à des fausses cloisons. En ces points, se produit un arrêt de développement, portant surtout sur la sclérification, qui est nulle ou très faible. Un semblable arrêt de différenciation, plus ou moins marqué, s'observe dans les gousses de Pois, de Haricot, de Robinier, aux points où des graines ont avorté, accidentellement ou expérimentalement. Une pareille disposition a pu devenir héréditaire, et suppléer partiellement à l'absence de déhiscence qui l'accompagne. Cette absence de déhiscence a d'ailleurs des degrés. Ainsi dans les *Ornithopus*, à la germination, le fruit ne s'ouvre guère que le long de la ligne ventrale : toute trace de pli dorsal a disparu. Il en est de même dans les *Hippocrepis* (*Hp*, fig. 35). Dans les Coronilles (*C*, fig. 35), l'ouverture ventrale se complique du détachement d'une lanière longitudinale, analogue à celle du Sainfoin. Dans les *Hedysarum* (*Hd*, fig. 35),

1) Sir John Lubbock, On Seedlings. — Alb. Véchot, Sur la structure anatomique et la déhiscence des fruits du genre *Medicago* (*Mémoire pour le diplôme d'études supérieures*, Paris, janv. 1911).

les lignes dorsale et ventrale sont constituées comme dans l'*Onobrychis*, et le fruit germant s'ouvre le long de la ligne dorsale. Enfin, dans les *Scorpiurus* (*S*, fig. 35), la paroi du fruit contient, contre l'épiderme interne, une zone scléreuse continue, arrondie, à fibres toutes longitudinales. En dehors, dans le parenchyme, sont des faisceaux conducteurs flanqués de

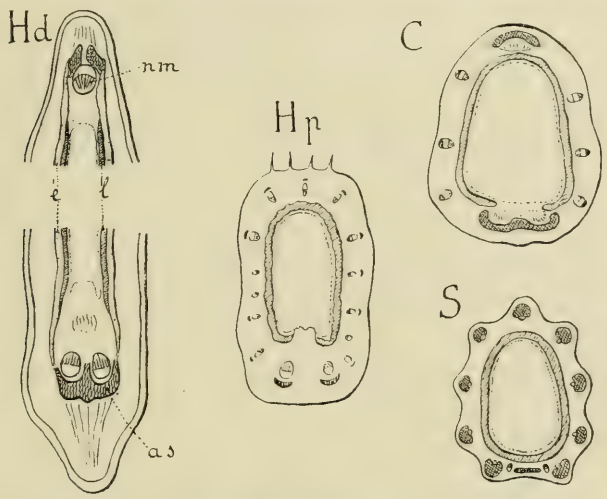


Fig. 35. — *Hedysarum* : *Hd*, coupe transversale d'un article ; *nm*, nervure médiane avec son arc scléreux fendu ; *as*, arc scléreux complet entourant la partie libérienne des faisceaux placentaires ; *é*, fibres équatoriales ; *l*, fibres longitudinales. *Hippocrepis* : *Hp*, coupe transversale d'un article. *Coronilla Emerus* : *C*, coupe transversale d'un article. *Scorpiurus* : *S*, coupe transversale d'un article.

cordons fibreux externes. A la germination, l'ouverture se fait dans l'intervalle séparant deux faisceaux quelconques.

Conclusions relatives aux Légumineuses. — En résumé, les fruits des Légumineuses s'ouvrent normalement le long de la suture ventrale, et le long d'un pli médian dorsal déterminant des variations favorables de structure. La perte de la déhiscence peut être due soit au raccourcissement du fruit (*Onobrychis*, *Trifolium*), soit à son enroulement en hélice (*Medicago*), soit à sa rupture en articles (*Coronilla*, *Ornithopus*, *Scorpiurus*...).

Ce dernier fait me semble dû à l'arrêt de développement du péricarpe que produit en un point l'absence de graine, par avortement ou autrement; la zone scléreuse du péricarpe tend alors à devenir continue autour de la logette.

CRUCIFÈRES

Le pistil des Crucifères est normalement constitué par deux carpelles ouverts, unis par leurs bords jusqu'aux stigmates. Une fausse cloison allant de l'une à l'autre des deux soudures divise en deux loges la cavité ovarienne. Le fruit est normalement une *silique* s'ouvrant à partir du bas par quatre fentes placées deux à deux de part et d'autre des lignes de soudure des carpelles.

Dans plusieurs genres, la déhiscence ne se produit pas. Le fruit mûr est alors parfois un akène uniloculaire, uniséminé (*Neslia*, *Isatis*, *Myagrum*), ou pluriloculaire, à une graine par loge (*Bunias*); ou bien il se découpe en une série linéaire d'articles qui sont des akènes uniséminés (*Raphanus*, *Cakile*, *Crambe*, *Rapistrum*). Dans les *Coronopus* et les *Biscutella*, la silicule, par une vraie déhiscence, détache deux akènes.

Cette *absence du processus normal de déhiscence* a d'ailleurs des degrés, et les *dispositions structurales qui favorisent, lors de la germination, l'ouverture du péricarpe*, sont variables. J'étudierai d'abord ces deux questions connexes; puis j'essaierai de dégager les *causes morphologiques* qui déterminent ces différences entre les fruits des Crucifères, déhiscents ou non.

I. — GERMINATION DES FRUITS INDÉHISCENTS, ET DISPOSITIONS ANATOMIQUES QUI FAVORISENT LEUR OUVERTURE.

Première série. — Fruits où la structure normale se retrouve.

1. *Coronopus*, *Biscutella*. — Dans ces deux genres, la silicule se divise, à maturité, en deux akènes monospermes, qui se séparent du cadre placentaire.

Dans les *Coronopus* les deux akènes sont ovoïdes, ridés sur leurs deux faces (*C*, *a*, fig. 36). La plage commissurale (*C*, *b*), elliptique, est déprimée, et montre dans son grand axe vertical une fente linéaire, rétrécissement de la cavité de la loge. La radicule de l'embryon est au sommet de la cavité. A la germination, la fente commissurale se prolonge en haut le long de la ligne dorsale du carpelle, marquée par une légère carène, et

la divise dans toute sa longueur : les deux valves du péricarpe se séparent entièrement.

La couche scléreuse de la paroi du fruit se compose d'une zone de fibres contiguë à l'épiderme interne (C_1, fig. 36). Ces fibres, à orientation variable, équatoriales dans les régions profondes, mais déviées radialement suivant les rides saillantes, deviennent longitudinales et plus étroites le long de la ligne médiane du carpelle. Leur sclérification y est en même temps plus tardive. Ici, à la déhiscence active normale vient s'ajouter une déhiscence passive loculicide.

Dans les *Biscutella*, chaque akène a la forme d'un disque

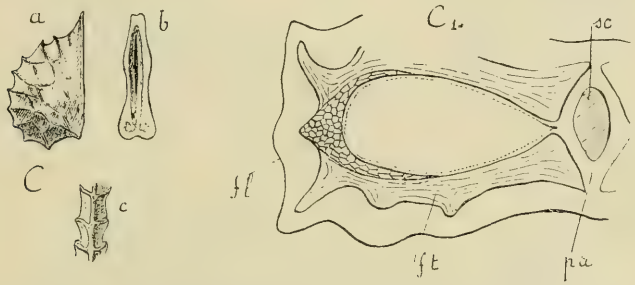


Fig. 36. — *C*, akène de *Coronopus vulgaris* : *a*, face latérale ; *b*, face commissurale ; *c*, ligne dorsale. C_1, coupe transversale du fruit presque mûr : *sc*, massif scléreux du cadre ; *pa*, parenchyme ; *fl*, fibres longitudinales ; *ft*, fibres transversales.

circulaire très aplati, tronqué du côté de la commissure, un peu bombé au centre, et entouré d'un bourrelet. La paroi de la cavité séminale est mince et peu résistante, la couche scléreuse n'y comprend qu'une assise de fibres étroites groupées par plaquettes. Le bourrelet du pourtour est au contraire résistant. Cette disposition ne permet pas une ouverture régulière. A la germination, la radicule perce et déchire une des faces ; les cotylédons se libèrent ensuite par cette déchirure.

2. *Isatis* et *Myagrum*. — Le fruit (*I*, *a*, fig. 37) d'*Isatis tinctoria* est une silicule indéhiscente, triangulaire dans son pourtour, à une seule graine pendant dans une cavité ovoïde. La radicule de l'embryon est placée sous l'échancrure du sommet du fruit occupée par la base du style.

Quand commence la germination, une fente se produit au

sommet, sous la poussée de la radicule ; elle se prolonge ensuite, sur chaque face du fruit, le long de l'une des deux lignes de déhiscence normale. Puis le péricarpe est soulevé par la tigelle croissante, ses deux moitiés écartées se placent en accent circonflexe (*I*, *b*, fig. 37) sur les cotylédons, qui en s'épanouissant les rejettent. L'ouverture du péricarpe est donc une *déhiscence siliquaire passive et incomplète*, se produisant de *haut en bas*.

La structure (I_1, fig. 37) est celle d'une silique déhiscente normale : contre l'épiderme interne une assise de fibres longi-

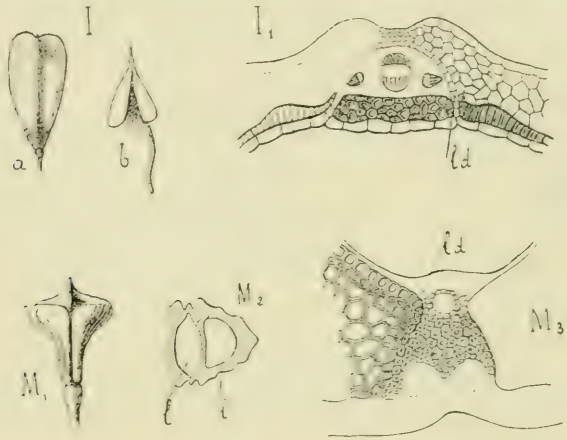


Fig. 37. — *Isatis tinctoria* : *I*, *a*, fruit mûr ; *b*, fruit germant ; I_1, coupe dans la région de déhiscence ; *ld*, ligne de déhiscence. *Myagrum perfoliatum* : M_1, fruit mûr. M_2, sa coupe transversale : *l*, loge ; *l'*, fausse loge. M_3, coupe transversale de la région de déhiscence : *ld*, ligne de déhiscence.

tudinales aplaties ; en dehors, une zone de cellules larges, polyédriques, à membranes poreuses, très épaissies et lignifiées, particulièrement développée au dos de chaque carpelle, où elle détermine la formation d'une large aile. Cette structure se modifie dans la région des fentes. Les faisceaux placentaires sont noyés dans un tissu scléreux limité de chaque côté par une lame de cellules restées parenchymateuses, contre laquelle viennent s'interrompre d'autre part les deux zones scléreuses des valves. Ce massif scléreux forme un cadre solide dont se détachent facilement les deux valves du fruit, ou du moins l'une d'elles.

D'ailleurs, si l'on soumet des fruits d'*Isatis* à une forte dessic-

cation, une rupture se produit le long des quatre lignes de déhiscence. L'*Isatis tinctoria* n'a donc que partiellement perdu la faculté de déhiscence, soit par suite du raccourcissement de son fruit, ce qui atténue l'action mécanique des parois, soit par suite d'un épaississement exagéré de celles-ci.

La forme du fruit (M_1, fig. 37) du *Myagrum perfoliatum* rappelle un peu celle de la silicule d'*Isatis*; mais il est plus petit, moins aplati, et les deux ailes sont renflées en deux bosses creuses décrites souvent, à tort, comme des loges stériles (M_2). Les deux valves du fruit sont faciles à distinguer extérieurement. A la germination, l'une d'elles se détache à partir du sommet, l'autre reste attachée au cadre et au pédicelle renflé. La structure rappelle celle d'*Isatis tinctoria*, mais la lame de cellules parenchymateuses entourant le cadre placentaire est très mince, réduite à une assise, et comme écrasée entre les tissus scléreux du cadre et ceux du bord des valves (M_3, fig. 37).

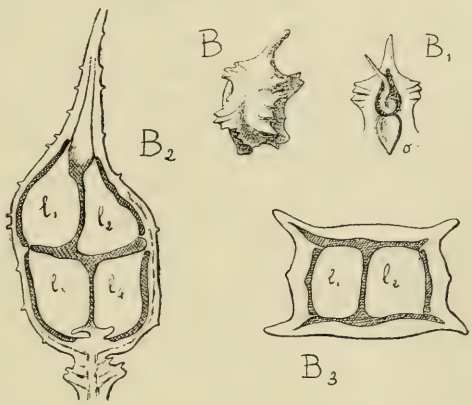


Fig. 38. — *Bunias Erucago* : *B* fruit mûr, face latérale; B_1, germination de la première graine : *o*, opercule ; B_2 coupe longitudinale du fruit : l_1, l_2, l_3, l_4, logettes fertiles ; B_2, coupe à travers les deux logettes supérieures.

3. *Bunias Erucago*. — Le fruit (*B*, fig. 38) de cette Crucifère est tétragone ; les angles s'aplatissent en crêtes aliformes, dures, dentées sur leurs bords ; le sommet, atténué en pointe, se continue par la base persistante du style. Il est un peu incurvé de telle sorte qu'une de ses faces latérales, représentant le dos d'un des carpelles, soit bombée, tandis que l'autre est concave. Des cloisons courbes, dures, longitudinales et transversales, divisent la cavité du fruit en quatre logettes superposées deux à deux et renfermant chacune, dans les fruits les plus complets, une graine à embryon spiralé (B_2, fig. 38). Souvent les loges inférieures sont avortées ou stériles.

La première graine entrant en germination a toujours été, dans mes nombreuses observations, celle située dans la logette supérieure du côté convexe, sous la base du style. Un opercule ovale lancéolé, à pointe dirigée vers le sommet du fruit, à bords latéraux limités par les bases des crêtes aliformes, à bord postérieur placé au niveau de leur incisure principale, se détache et tombe (B_1, fig. 38). Sa chute laisse voir la radicule saillante, qui l'a provoquée, et, au fond de la logette, les cotylédons encore enroulés. Ceux-ci se dégagent en se déroulant.

Ensuite s'ouvrent, par un procédé identique, la logette supérieure du côté concave, puis la logette inférieure du côté convexe, enfin, quand il y a lieu, la logette inférieure du côté concave. Quoique la germination soit épigée, le péricarpe reste ordinairement sous le sol.

Nous sommes ici en présence d'un mode d'*ouverture operculaire* tout à fait différent, au premier abord, de la déhiscence siliquaire. Ce n'en est en réalité qu'une modification.

Une coupe transversale (B_3, fig. 38), faite à travers les deux loges supérieures montre sous un parenchyme chlorophyllien assez abondant une couche scléreuse très développée; la cloison séparatrice verticale (fausse cloison très mince des autres Crucifères) est également scléreuse et dure. A la naissance des ailes, c'est-à-dire aux bords latéraux des opercules, les éléments du sclérocarpe ont gardé leurs membranes cellulosiques, formant des lames parenchymateuses à deux assises de cellules, qui traversent complètement la paroi et sont les équivalentes des lames de déhiscence des siliques normales. Le long de leur bord interne, la cavité forme un repli marqué par un angle assez prononcé à sommet externe. La différenciation de la couche scléreuse se fait, par rapport à ces lames, en venant vers elles; elles semblent comme écrasées entre l'opercule et les bords relevés de la logette.

Sur une coupe longitudinale axiale perpendiculaire à la cloison (B, fig. 38), nous retrouverons la couche scléreuse, interrompue à la base du style, ainsi qu'à la base du fruit. La fausse cloison, irrégulière, sinueuse, est sclérifiée dans toute sa hauteur, depuis la base du style. Sur chaque face, non exactement au même niveau, se détache un repli horizontal

qui se dirige vers la surface interne du péricarpe et y touche par son bord. Ces sortes de cloisons transversales, minces en leur milieu, concaves sur leurs deux faces, sont plus épaisses aux bords. Ces bords adhèrent plus ou moins fortement à la paroi interne du fruit, en s'y enfonçant parfois un peu. La lignification des éléments de ces cloisons gagne progressivement leur pourtour ; mais, dans la région dorso-carpellaire, le long de la ligne d'adhérence, la paroi propre du fruit ne se lignifie pas, non plus que l'épiderme du bord des cloisons. Il y a donc là pour chaque logette une ligne courbe de faible résistance qui se raccorde avec les lignes latérales de déhiscence siliquaire, pour circonscrire un opercule complet.

Deux autres cloisons transversales rudimentaires se voient à la base de la cloison verticale. Le fruit du *Bunias Erucago* peut donc théoriquement être à six logettes.

Dans le *Bunias orientale*, les dispositions sont analogues, mais il y a au maximum deux logettes fertiles. Les *Bunias* diffèrent donc nettement des autres Crucifères par les fausses cloisons transversales de leur fruit, et la déhiscence operculaire qu'elles déterminent.

Deuxième série. — Fruits où la structure normale s'est effacée ou perdue.

1. *Raphanus Raphanistrum.* — Le fruit mûr se divise, on le sait, en articles monospermes, à cavité lenticulaire. L'article inférieur reste adhérent au pédicelle ; les autres se détachent. Dans les intervalles des articles, la cavité du fruit, très étranglée, est réduite à une fente étroite orientée dans le plan d'union des carpelles. Cette fente est visible aux deux faces terminales des articles. Ceux-ci portent plusieurs crêtes longitudinales dont deux plus aiguës marquent les soudures carpellaires.

A la germination, chaque article se rompt, à partir des extrémités d'une fente d'une de ses faces terminales, le long des deux crêtes aiguës ; les deux valves se séparent complètement.

Une coupe transversale (*R*, fig. 39) faite au milieu d'un article vers le temps de la maturité montre, à partir de l'épi-

derme interne à membranes minces : une assise de fibres longitudinales, lignifiées, interrompue aux angles de la loge, où elle bute contre un massif libéro-ligneux funiculaire à orientation inverse (bois externe) saillant dans la loge ; puis une couche de fibres courtes équatoriales, à 4-6 assises. La face externe de cette seconde zone envoie vers les nervures des carpelles des protubérances longitudinales formant les côtes. Aux angles, c'est-à-dire aux bords des carpelles, cette zone, au lieu de se continuer circulairement autour de la cavité, devient radiale et s'applique contre sa correspondante

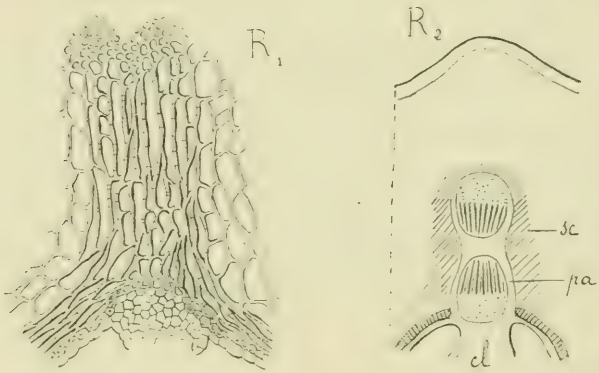


Fig. 39. — *Raphanus Raphanistrum* : R_1, coupe dans la région d'ouverture d'un article caduc. R_2 coupe transversale de la même région de l'article basilaire : *cl*, fausse cloison ; *pa*, parenchyme ; *sc*, sclérenchyme.

semblablement déviée de l'autre carpelle, formant ainsi une saillie externe, dont le bord est longé par le double faisceau marginal des carpelles concrescents. Dans son plan médian cette saillie à éléments radiaux montre quelques cellules non allongées ou disposées verticalement, dont la lignification est tardive (double lame épidermique de contact ?) C'est là que se fait la rupture du péricarpe. *La déhiscence est donc suturale.*

En dehors de la zone fibreuse, et contre elle, s'applique un parenchyme dont les grosses cellules ont, au moins dans les assises internes, des parois ponctuées épaissies et lignifiées. Ces cellules manquent à la région d'ouverture.

Comment l'a montré Leclerc du Sablon (1), cette forte sclérifi-

(1) *Loc. cit.*

cation des parois n'existe pas aux étranglements, dont la rupture est facile.

La structure de l'article inférieur (R_2, fig. 39) diffère sensiblement de celle que je viens de décrire. Il existe ici, comme dans les siliques normales, un cadre placentaire sur la composition duquel nous reviendrons plus loin, contre les deux côtés duquel se trouvent deux lames minces de cellules parenchymateuses ; mais ces lames ne se prolongent pas à travers le parenchyme épais qui recouvre dorsalement le cadre libéro-ligneux, et n'atteignent pas la surface externe. Cette structure est donc incomplètement celle d'une silique normale.

2° *Rapistrum*, *Cakile*, *Crambe*. — Dans ces trois genres, le

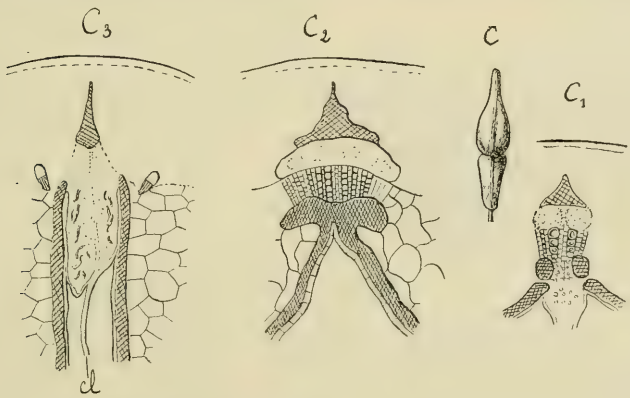


Fig. 40. — *Cakile maritima*. *C*, fruit mûr. C_1, coupe de la région suturale de l'article inférieur. C_2, même coupe pour l'article supérieur. C_3, même coupe dans l'étranglement.

fruit se divise, à la maturité, en deux articles monospermes. L'article supérieur est généralement seul fertile et beaucoup plus gros que l'inférieur, stérile et atrophié. Dans le *Cakile maritima*, l'article inférieur est souvent aussi développé que l'autre, et fertile (*C*, fig. 40).

L'article supérieur du *Rapistrum rugosum* est un akène globuleux, à 12 rangées longitudinales de tubercules rudes. Deux sillons marquent les sutures carpellaires. La cavité lenticulaire renferme une seule graine dressée, à radicule infère. A la base de l'akène, la cicatrice porte une fissure étroite analogue à celle des articles des *Raphanus*. Le fruit germant *s'ouvre*

suivant les sutures carpellaires, par deux fentes qui prolongent la fissure basilaire ; les deux valves du péricarpe se séparent complètement l'une de l'autre. La couche scléreuse du péricarpe comprend ici une zone interne à plusieurs assises de fibres méridiennes, et une zone externe à fibres transversales se redressant radialement dans les tubercules. La zone interne se dévie aux angles de la loge, pour former, comme dans les *Raphanus*, une protubérance à ligne médiane faible, contre laquelle manque la zone externe. L'article inférieur, stérile, présente au contraire une structure de silique plus complète que dans les *Raphanus*.

Quelque chose d'analogue s'observe dans le *Cakile maritima*. La protubérance suturale de l'article supérieur y est moins prononcée, mais la masse ligneuse du double faisceau marginal est nettement divisée au milieu par une ligne parenchymateuse (C_2, fig. 40). Ici encore, l'ouverture de cet akène, qui contient une seule graine dressée à radicule infère, est *suturale* et commence par le bas. L'article inférieur (C_1, fig. 40) s'ouvre au contraire par le haut ; sa graine est pendante, à radicule supère. Sa structure rappelle un peu celle d'une silique normale, mais incomplètement, à cause sans doute du grand développement du parenchyme, comme dans le *Raphanus* ; à cause aussi de l'étroitesse du cadre placentaire, dont nous verrons plus loin la raison.

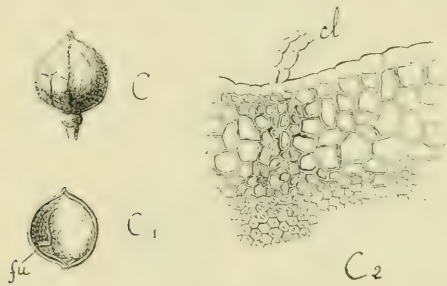


Fig. 41. — *Crambe maritima* : *C*, fruit mûr ; C_1, une valve de l'article supérieur montrant la position du funicule *fu* ; C_2, coupe de la région de déhiscence de l'article supérieur.

Dans les *Crambe*, les deux articles sont globuleux, l'inférieur très petit (*C*, fig. 41). L'étranglement qui les sépare est très accentué, et l'on retrouve difficilement, sur la cicatrice basilaire de l'article supérieur, la trace de la cavité du fruit, rétrécie à cette place. L'article supérieur est un akène à cavité presque sphérique, à deux angles suturaux peu marqués. Les sutures se manifestent extérieurement par deux côtes régulières méri-

diennes. Deux autres côtes moins régulières sont les nervures dorsales des carpelles. Entre elles sont des nervures réticulées. La graine est à radicule supère ; l'akène s'ouvre, à partir du sommet, *le long des deux sutures*, et les deux valves se séparent complètement. La couche scléreuse, à une seule zone, comprend quelques assises de larges cellules poreuses, contiguës à l'épiderme interne et entourées d'un parenchyme renfermant les faisceaux. Aux lignes de suture (C_2, fig. 41), les faisceaux placentaires enfoncent dans cette couche une partie de leur bois ; entre ce dernier et la surface interne de la loge, se trouve une lame épaisse de 3-4 éléments, à fibres longitudinales courtes et étroites. Cette région, à lignification tardive, offre donc à la poussée interne de l'embryon germant une faible résistance. Quant à l'article inférieur, il montre une structure de silique normale.

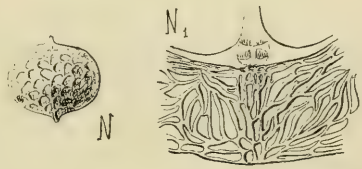


Fig. 42. — *Neslia paniculata* : *N*, silicule ; N_1, coupe transversale, dans la région d'ouverture, de la couche scléreuse.

3° *Neslia paniculata*. — Le fruit (*N*, fig. 42) est un petit akène uniséminé, globuleux, légèrement aplati suivant le plan d'accolement des carpelles. Il s'ouvre en deux valves suivant ce plan.

La couche scléreuse du fruit (N_1, fig. 42) est à deux zones : l'une, interne, à une seule assise de fibres équatoriales devenant longitudinales aux angles sur une largeur de 3-4 éléments ; l'autre, externe, à fibres courtes, de directions variables, ordinairement obliques par rapport aux surfaces limitantes, souvent enchevêtrées. Aux lignes de suture, ces fibres s'orientent dans le plan médian : les plus internes, sur une largeur de 3-4 assises, sont longitudinales, et progressivement les plus externes deviennent radiales. De chaque côté de cette lame, dont la différenciation est plus tardive, les fibres de la zone scléreuse viennent s'arc-bouter tangentiellement, en s'incurvant obliquement de dehors en dedans. Cette structure se rapproche encore plus que celle du fruit du *Crambe* de celle que nous trouverons dans les Fumeterres.

En résumé, dans la série qui va des Crucifères déhiscentes aux *Neslia*, en passant par les genres *Isatis*, *Myagrum*, *Rapistrum*, *Raphanus*, *Cakile*, *Crambe*, nous avons vu se perdre progressivement la structure caractéristique et la déhiscence des siliques, pour aboutir à un mode d'ouverture très différent et plus simple : *le mode sutural ou septicide se substitue au mode septifrage.*

Y a-t-il là dégradation, ou retour à une structure primitive, et comment ? C'est ce que nous allons maintenant chercher à élucider.

II. — INFLUENCE DE LA VASCULARISATION PLACENTAIRE SUR LE PROCESSUS DE DÉHISCENCE

L'étude des nombreuses coupes que j'ai dû pratiquer à tous les niveaux des fruits étudiés, et à différents degrés de maturité, m'a amené à constater une corrélation constante entre le mode de départ des faisceaux funiculaires des graines et la modalité de la déhiscence. J'ai été ainsi conduit à prolonger mon étude aux Crucifères à fruits déhiscents.

A. — Crucifères à fruits déhiscents.

Je prendrai pour type de description la silique du *Malcolmia maritima*.

Au niveau (M_1, fig. 43) où se détachent les sépales, le système libéro-ligneux des deux carpelles est représenté par les nervures médianes et les faisceaux placentaires doubles ; la dualité de ces derniers se reconnaît souvent à une bipartition de leur partie ligneuse. A un niveau plus élevé, quand le pistil devient libre, les faisceaux médians se divisent en trois nervures qui montent dans le fruit ; les faisceaux placentaires doubles s'étalent chacun en une large bande où la partie ligneuse est divisée en deux groupes symétriques de faisceaux secondaires.

Plus haut encore (M_2), le diamètre du fruit à sa base a grandi. Pour chaque bande vasculaire, les deux faisceaux partiels occupant les deux bords se détachent, entourés de parenchyme ; dans leur trajet vertical, ils se déplacent vers l'axe du fruit, en se rapprochant aussi l'un de l'autre. En même temps, ils se tordent sur eux-mêmes de 180°, prenant ainsi une orientation inverse ; ils viennent

donc, une fois accolés, s'opposer à la bande fasciculaire placentaire. Les quatre faisceaux, deux par suture, ainsi tordus et rapprochés deux à deux, sont les quatre premiers faisceaux funiculaires des graines. Chaque région suturale est donc occupée par un ensemble de faisceaux (bande vasculaire directe et faisceaux funiculaires inverses) que j'appellerai pour simplifier le *complexe placentaire*; les deux complexes formeront le *cadre* de la silique (M_3).

Sur les coupes où se suivent ces déplacements de faisceaux,

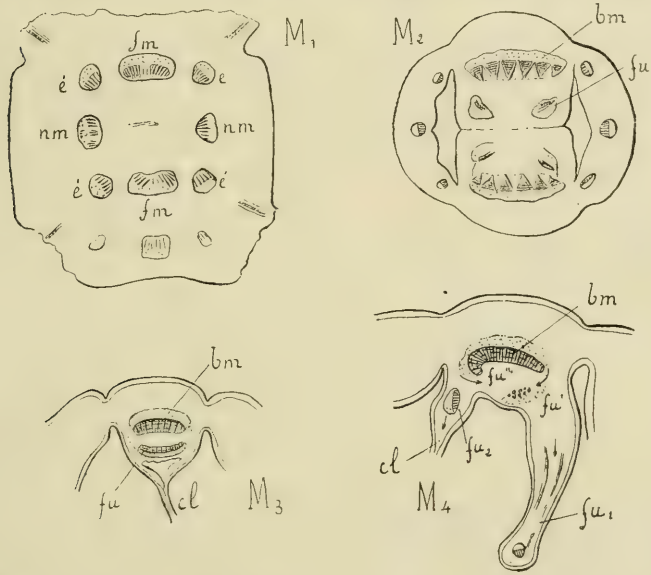


Fig. 43. — *Malcomia maritima*. M_1, coupe transversale au niveau du détachement des sépales : *é*, faisceaux staminaux ; *nm*, nervures médianes des carpelles ; *fm*, faisceaux marginaux doubles. M_2, coupe transversale de la base du pistil montrant l'étalement de la bande marginale double *bm*, le détachement des faisceaux funiculaires *fu*, l'apparition des loges, la base de la cloison, et le bombement des valves. M_3, coupe un peu plus haut : le complexe placentaire est constitué. M_4 : le premier funicule fu_1 se détache ; le funicule fu_2 commence à s'écarter ; *fu'*, *fu''*, faisceaux funiculaires de remplacement s'isolant de la bande marginale *bm*.

apparaissent les cavités carpellaires. Ce sont d'abord d'étroites fentes parallèles au plan d'union des carpelles, séparées l'une de l'autre par une épaisse cloison résultant du contact et de l'adhérence, d'un *complexe* à l'autre, des deux masses funiculaires incomplètement dégagées, cloison contre laquelle est étroitement appliquée la partie dorsale trinerviée du carpelle

(futur panneau de la silique). Le pourtour de chaque loge carpellaire, tout particulièrement, forme donc un sinus très aigu (M_2). Les cellules qui dans le parenchyme sont dans le prolongement de ce sinus, resserrées, comme au fond d'un pli, par le développement des masses funiculaires agissant à la façon de coins, s'aplatissent et, gênées dans leur développement, ne se sclérifient pas, ou se sclérifient tardivement. Ainsi se forme, me semble-t-il, la portion interne, la plus étendue (souvent même elle est seule) de chaque lame de déhiscence.

Peut-être même cette lame cellulaire n'est-elle, en partie,

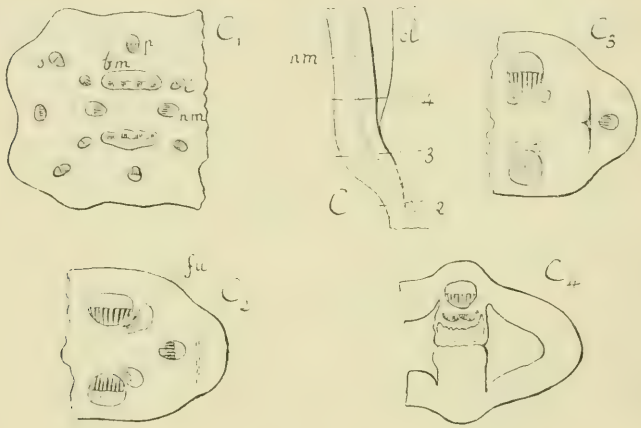


Fig. 44. — *Capsella Bursa-pastoris* : *C*, coupe longitudinale axiale passant par une nervure médiane; *nm*, rétrécissement du fond de la loge. C_1, coupe à la base du réceptacle floral : *s*, faisceaux des sépales, *p*, faisceaux des pétales : *é*, faisceaux des étamines ; *nm*, nervure médiane ; *bm*, bande marginale des carpelles. C_2, C_3, C_4, trois coupes successives montrant la formation du complexe placentaire.

que l'union des deux épidermes du fond du sinus. Au fond inférieur de la loge, elle se prolonge à travers le parenchyme, et coupe très obliquement les nervures de la valve (*C*, fig. 44).

Plus haut, au niveau de la graine la plus inférieure, la cavité du fruit s'accroît. Les deux complexes s'écartent donc, mais leurs bords restent adhérents par leurs épidermes, qui s'étirent en deux doubles lames. Leurs parenchymes, distendus d'abord en un tissu lacuneux, disparaissent bientôt presque totalement. La *fausse cloison* ainsi constituée n'est donc la plupart du temps formée que de deux replis épidermiques des funicules (*cl*, M_3, fig. 43).

En même temps, les valves s'accroissent dans le sens du diamètre transversal et se bombent en leur milieu. Dans ce mouvement, leurs bords prennent appui sur le cadre placentaire et le débordent vers l'extérieur, formant de chaque côté de lui un bourrelet longitudinal plus ou moins saillant. Les cellules de la zone externe du parenchyme, contiguës au cadre, et celles de l'épiderme externe situées dans leur prolongement sont ainsi resserrées entre le bord des valves et le complexe lui-même; elles s'aplatissent, restent plus étroites et plus faibles. Ainsi me semble prendre naissance la portion externe, souvent bien développée, de la lame de déhiscence. Dans beaucoup de cas (*Matthiola*, par exemple) les deux portions de la lame cellulaire de déhiscence ont des caractères assez différents; il est facile alors de les distinguer et de voir qu'il n'y a pas entre elles une absolue continuité rectilinéaire, mais que l'une est un peu déplacée par rapport à l'autre (1).

Nous arrivons ainsi à un niveau (M_4, fig. 43) où se détachent deux des quatre funicules, un par placenta, diagonalement opposés. Ils deviennent libres dans la cavité, et supportent deux graines développées ou non. Les deux autres se détacheront de même plus haut. Aussitôt qu'un funicule, fu_1, commence à se détacher du complexe placentaire, un nouveau faisceau funiculaire, fu, s'isole du bord correspondant de la bande vasculaire marginale, se déplace en s'inversant comme il a été dit plus haut pour les premiers, et vient se substituer au funicule disparu. Et ainsi chaque fois. De cette sorte, le complexe placentaire se reforme et n'est pas interrompu. Mais la bande vasculaire marginale se rétrécit de plus en plus vers le haut, ce qui se traduit extérieurement par le rapprochement des bourrelets marginaux des valves; près du sommet, épuisée, elle ne donne plus de faisceaux funiculaires, ou donne des faisceaux insuffisants. Les cavités carpellaires se rétrécissent brusquement à nouveau, les valves se rapprochent, les deux lignes de déhiscence d'une même valve s'unissent au sommet. (Dans les *Brassica*, la portion supérieure dépourvue d'ovules devient le bec.)

Les choses, d'après mes observations, se passent de la même

(1) Gerber (*C. R. Soc. biol.*, 1899 et *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1899) décrit et interprète différemment la vascularisation du pistil des Crucifères.

façon dans d'autres genres de Crucifères à siliques (*Brassica*, *Matthiola*, *Cheiranthus*...) ou à silicules (*Draba*, *Capsella*...). Dans les *Capsella* (fig. 44) et les *Thlaspi*, chaque valve se développe plus fortement, après la fécondation, le long de la nervure médiane. Il se forme là une carène très prononcée, sans que pour cela le sinus du pourtour des loges s'efface complètement.

En résumé, *la formation des quatre lignes de déhiscence rejointes deux à deux en haut et en bas, dans les siliques de Crucifères, proviendrait d'une sorte d'écrasement des tissus du péricarpe, comme au fond d'un pli, entre les bords des valves et le cadre formé par les faisceaux marginaux et les funicules non encore détachés.*

Il s'agit évidemment là d'une disposition utile acquise depuis longtemps, et que l'on voit se dessiner très précocement dans certains fruits.

B. — Crucifères à fruits indéhiscents.

1re *Série. — Structure siliquaire conservée.*

1° *Isatis* et *Myagrum*. — La structure du fruit à sa base est la même que dans les silicules déhiscentes : il se constitue deux complexes placentaires, une fausse cloison (I_1, I_2, fig. 45).

Les quatre faisceaux funiculaires montent jusqu'auprès du sommet du fruit.

Là (I_2, fig. 45), un seul se détache en un funicule libre pour porter *une graine pendante*, dont le développement applique la cloison contre la paroi de la loge opposée. Les autres avortent, ou leurs ovules avortent. Il se forme donc ici quatre lames de déhiscence et la perte de déhiscence n'est due sans doute qu'à l'insuffisance des tiraillements des assises mécaniques.

2° *Senebiera*, *Biscutella*. — Mêmes remarques ; les cadres sont étroits et les rebords des valves viennent extérieurement au contact. Les funicules, un dans chaque loge, paraissent médians. Ils se détachent en réalité du haut de la commissure, mais le péricarpe développé le long de sa nervure médiane

forme bosse au-dessus comme au-dessous du cadre, ce qui d'ailleurs emprisonne la graine.

De plus, dans les *Senebiera*, chaque carpelle se reploie en carène le long de sa nervure médiane, comme dans les *Capsella*, d'où l'orientation méridienne des fibres, et l'ouverture, à la germination, en cet endroit.

3° Dans le *Bunias Erucago*, même structure, mais la for-

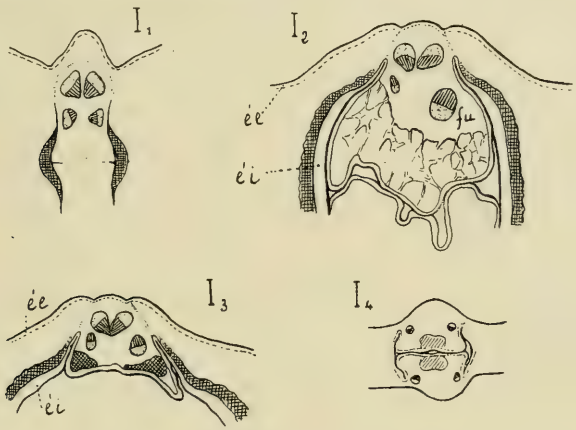


Fig. 45. — *Isatis tinctoria* : I_1, coupe vers la base du fruit : composition du complexe placentaire, apparition des loges. I_2 coupe vers le quart supérieur du fruit, isolement du funicule pendant *fu* ; origine double de la fausse cloison, à tissu lacunaire. I_3, coupe vers le milieu du fruit. I_4, coupe vers la base du style, montrant les quatre faisceaux marginaux réduits.

mation de fausses cloisons solides transversales cause le sectionnement des valves en opercules.

2e Série. — *Structure siliquaire effacée ou perdue.*

1° *Raphanus*. — Tout à fait à la base du fruit s'observe une disposition identique à celle des fruits précédents ; mais les lames de cellules aplaties flanquant les deux complexes ne se prolongent pas jusqu'à l'épiderme externe (R_1, fig. 46). Cela tient sans doute au grand développement du parenchyme au dos du cadre, et aussi au grand écartement des deux parties fasciculaires du complexe, qui rendent moins efficace l'écrasement, ainsi qu'au faible développement de la première graine. L'article basilaire a ainsi, à demi seulement, une structure de

silique (R_1, fig. 46). Il n'en est pas de même des articles suivants.

Après la formation des quatre premiers faisceaux funiculaires, la bande libéro-ligneuse marginale détache sur ses bords des faisceaux qui montant longitudinalement dans les valves y deviennent des nervures stériles. Les faisceaux marginaux ainsi appauvris deviennent très grêles et sont noyés dans le parenchyme très développé (R_2, f). Au premier étranglement, les

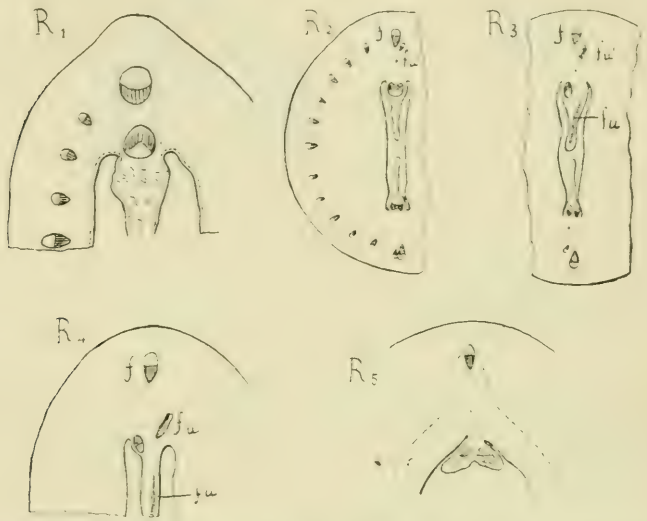


Fig. 46. — *Raphanus Raphanistrum.* — R_1, coupe transversale de l'article inférieur, complexe placentaire formé ; R_2, R_3, R_4, coupes successives faites de plus en plus haut dans le premier étranglement, et montrant le départ des faisceaux funiculaires *fu* et leur remplacement par des faisceaux *fu'*, venant du faisceau marginal *f*: R_5, coupe à la base du second article : faisceaux funiculaires reconstitués, mais *inclus* dans l'angle de la logette.

cordons funiculaires doubles se dégagent presque complètement dans les angles de la cavité du fruit (R_5).

Il ne se constitue plus ensuite de vrai cadre placentaire dans les autres articles : la déhiscence suturale s'y substitue à la déhiscence siliquaire.

Au niveau du premier étranglement, un faisceau simple d'un des cordons funiculaires doubles s'isole complètement (R_3, *fu*), devient horizontal et passe à une graine, pendant dans la cavité du premier article, et souvent mal développée. Le faisceau simple diamétralement opposé de l'autre cordon double s'isole

de même et va à une autre graine avortée. Le remplacement de chacun d'eux est assuré par une branche vasculaire, *fu'*, qui, détachée du même côté que lui de l'étroite bande marginale, se déplace obliquement en longeant le plan de suture dans toute la hauteur de l'étranglement et, se rapprochant de l'angle de la cavité, se tord de 180°. Elle vient ainsi se placer contre le faisceau simple non employé (R_4, *fu'*). Les doubles cordons inverses alors reconstitués montent le long des angles de la deuxième logette, à peine adhérents à ces angles (R_5). Au second étranglement les deux funicules primitifs non employés se dégagent, l'un d'eux donnant une seule graine déve-

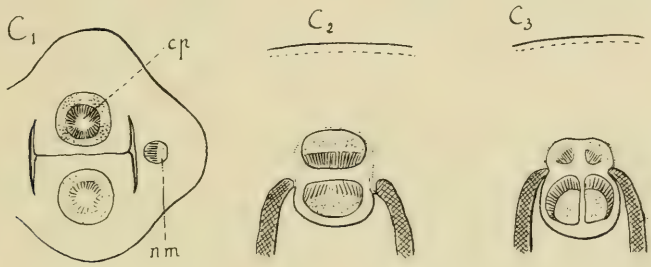


Fig. 47. — *Crambe maritima* : C_1, coupe de la base du fruit jeune : *nm*, nervure médiane ; *cp*, complexe placentaire centrique. C_2, coupe de l'article inférieur : structure incomplète de silique. C_3, coupe à la base de l'article supérieur ; détachement du cordon funiculaire.

loppée pendant dans la seconde loge, et sont remplacés comme précédemment, et ainsi de suite.

Les étranglements se font donc dans les régions où se dégagent les funicules, et où il n'y a pas de graines. *Ils ne proviennent nullement de fausses cloisons : la paroi ne multiplie pas ses assises à leur endroit.* Les cellules demeurent parenchymateuses, ou se sclérifient fort peu, après avoir subi seulement un commencement de différenciation dans leur forme. On observe des phénomènes du même genre, mais moins accentués, dans les siliques déhiscentes aux points où des avortements précoces d'ovules ou de graines se sont produits.

2° *Rapistrum*. — L'article inférieur, stérile, montre les mêmes dispositions que celui du *Raphanus*. Au niveau de l'étranglement, se produisent des faits analogues à ceux signalés pour ce dernier genre. Puis, dans l'article supérieur, un seul faisceau

funiculaire bien développé qui s'est isolé dans l'étranglement se relève pour porter l'unique graine *dressée* : il n'est pas remplacé ; les trois autres avortent, de sorte qu'il n'y a plus dans chaque angle du fruit qu'un petit massif de parenchyme d'où se détache une moitié de la cloison. Donc, pas de complexe placentaire, pas de lames de déhiscence.

3° *Crambe.* — L'article inférieur (C_1, fig. 47), stérile, montre deux complexes placentaires, à structure presque centrique à la base ; la structure siliquaire y est nette. A l'étranglement, l'un des cordons funiculaires doubles s'épuise ; il devrait donner une graine à l'article inférieur. Il n'est pas remplacé.

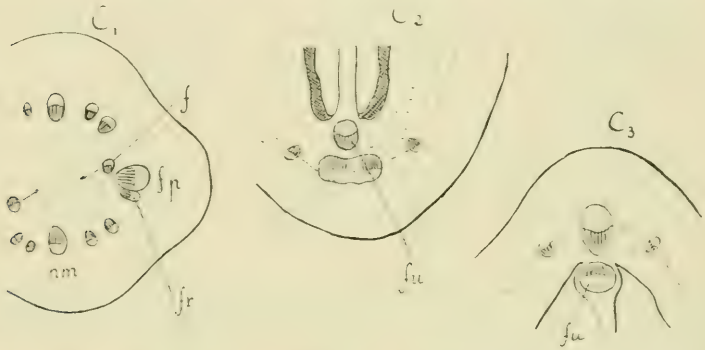


Fig. 48. — *Cakile maritima* : C_1, coupe à la base du fruit jeune. Un seul faisceau funiculaire f, se détache du faisceau placentaire *fp*. Le faisceau de remplacement *fr* ne se détachera qu'à l'étranglement du fruit. C_2, coupe de l'article inférieur; le funicule *fu* ne s'isole qu'à son sommet. C_3, coupe à la base de l'article supérieur : le funicule *fu* s'isole dès la base dans l'angle de la logette.

L'autre se libère complètement, formant un long funicule courbe qui monte dans la cavité de l'article supérieur, supportant une graine pendante (C_2, C_3).

4° *Cakile.* — Ici, deux faisceaux seulement (*f*, C_1, fig. 48), diagonalement opposés, se détachent, à la base du fruit, des bandes vasculaires marginales et deviennent deux cordons funiculaires inverses. Les deux autres, *fr*, restent accolés aux bords des bandes marginales. Il n'y a donc dans l'article inférieur qu'un cadre incomplet, étroit, rendu encore plus inefficace par l'écartement radial de ses deux parties inverses, et par le grand développement du parenchyme en dehors de lui (C_2). Il n'y a que des traces de structure siliquaire. Dans l'étranglement,

les deux faisceaux, un à chaque suture, se détachent horizontalement : l'un donne une graine *pendant* dans l'article inférieur ; l'autre avorte plus ou moins tôt. A ce niveau, les deux autres faisceaux funiculaires, restés non individualisés dans toute la longueur de l'article inférieur, s'isolent : l'un donne un funicule (C_3, *fu*) qui porte la graine *dressée* de l'article supérieur ; l'autre avorte plus ou moins tardivement.

5° *Neslia.* — Ici, non seulement les faisceaux funiculaires, mais encore *tout le complexe* se dégage dans l'angle de la loge, de chaque côté (*placenta inclus* de certains floristes). Ceci semble indiquer un véritable reploiement en dedans des bords carpellaires accolés. Ce reploiement peut expliquer l'orientation radiale prise par les fibres de la zone scléreuse dans le voisinage des sutures (N_1, fig. 42).

En résumé, l'étude de la structure des fruits de cette série nous fournit à la fois des arguments positifs et des arguments négatifs en faveur de l'explication que nous avons donnée précédemment (page 354 et suiv.) sur le rôle de la vascularisation placentaire dans le déterminisme du processus de déhiscence.

Conclusions relatives aux Crucifères. — a) *La présence — ou l'absence — de quatre lames de faible résistance* (*structure normale de silique*) *est liée à la présence — ou à l'absence — d'un cadre placentaire* contre les deux moitiés (*complexes placentaires*) duquel elles se forment.

b) *En cas de structure normale*, la déhiscence active à la maturité ou passive à la germination, est toujours une déhiscence siliquaire totale ou partielle, modifiée en déhiscence operculaire dans les *Bunias*. La perte de déhiscence à maturité peut être due au raccourcissement du fruit, ou à l'épaississement des parois empêchant ou réduisant les actions mécaniques (*Isatis*, *Myagrum*).

c) La *rupture des fruits en articles* a lieu en des points où le rétrécissement de la cavité et l'absence de sclérification tiennent non pas, comme on le dit ordinairement, à la formation de fausses cloisons transversales, mais à l'absence de graines développées (*Raphanus*, *Cakile*, *Crambe*...).

d) *En cas d'absence de cadre placentaire, la déhiscence passive du fruit à la germination est toujours suturale* (*Neslia*, articles fertiles de *Raphanus*, *Crambe*...).

FUMARIÉES

Les Fumariées indigènes ont un pistil à deux carpelles ouverts, soudés aux bords, comme les Crucifères, avec ou sans fausse cloison. Certaines ont pour fruit une silique (*Corydallis*), d'autres (*Fumaria*) ont un fruit indéhiscent. Ces dernières nous intéressent plus particulièrement.

Les Fumeterres ont pour fruit une drupe sèche (*F*, fig. 49). Ce fruit, subglobuleux, légèrement comprimé latéralement, est ordinairement muni au sommet d'un apicule, reste de la base du style ; à sa base se trouve une cicatrice assez large. Les bords, qui correspondent aux lignes de jonction des deux carpelles, sont marqués par deux légères carènes méridiennes. Le petit embryon de la graine unique dirige la pointe de sa radicule vers la cicatrice basilaire.

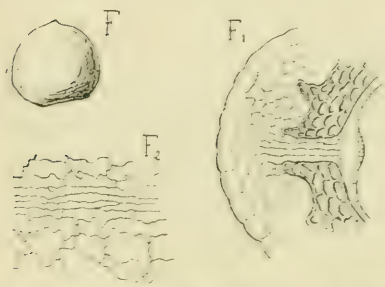


Fig. 49. — *Fumaria Borœi* : *F*, fruit mûr ; F_1, coupe à travers l'une des régions de déhiscence, fruit à demi mûr ; F_2, épiderme interne, vu à plat, de cette région.

Lors de la germination, la radicule s'engage dans la cicatrice, et le péricarpe s'ouvre de bas en haut le long des deux carènes bordantes. La déhiscence est donc suturale. L'effort des cotylédons qui s'épanouissent prolonge ces fentes jusqu'au style, qui se fend en deux : les deux valves, soulevées par les cotylédons, se séparent et tombent.

La couche scléreuse du péricarpe est développée dans la zone moyenne des mésophylles carpellaires (F_1, fig. 49). En dehors d'elle, se trouve une zone de parenchyme chlorophyllien, dans laquelle elle forme des apophyses, recouverte par l'épiderme externe. En dedans d'elle, se trouve une zone de parenchyme à petites cellules, peu épaisse (quelques assises), contenant les fais-

ceaux libéro-ligneux, et limitée par l'épiderme interne très plat, à cellules sinueuses et engrenées par leurs bords, à membranes internes et latérales un peu épaissies. Les éléments de la couche scléreuse sont très irréguliers, un peu allongés tangentiellement, à surface interne caverneuse. Le long des lignes d'ouverture, cette couche est interrompue par une lame de 2-4 assises de cellules orientées radialement, à membranes minces, peu lignifiées, ou à lignification très tardive (F_1). L'épiderme interne se modifie lui aussi en cette région : ses cellules perdent leurs sinuosités, deviennent très étroites et s'allongent dans le sens vertical (F_2).

Ces dispositions rappellent celles que j'ai décrites plus haut à propos des *Crambe*.

La comparaison entre les Fumariées indéhiscentes et les Fumariées à silique (*Dielytra*, *Corydallis*) pourrait faire l'objet d'une étude dont les conclusions seraient très analogues à celles que j'ai tirées de l'Étude comparée des Fruits des Crucifères.

ALISMACÉES

Les fruits des genres *Alisma* et *Sagittaria* sont des polyakènes. Chaque akène, monocarpellaire, renferme un embryon en fer à cheval, recourbé dans son plan de symétrie. L'extrémité radiculaire est placée en bas, vers la face ventrale.

Dans l'*Alisma ranunculoides*, dont la germination a été décrite en détail par L. François (1), l'axe hypocotylé sort vers la base du fruit, près du point d'attache. Le cotylédon se développe ensuite et soulève le péricarpe.

La sortie de la radicule et la libération de la plantule sont très faciles. Chaque akène (*AR*, fig. 50) est en effet constitué par un carpelle fermé, à style terminal, dont les bords viennent en contact sans se souder ; la paroi, presque entièrement parenchymateuse, renferme cinq faisceaux libéro-ligneux flanqués chacun dorsalement d'un cordon scléreux (*sc*).

(1) L. François, Recherches sur les plantes aquatiques (*Ann. des Sc. Natur.*, 9e série, t. VII, 1908).

Dans l'*Alisma natans* les choses sont analogues. Dans l'*A. Plantago* une couche scléreuse continue se développe dans la région interne du péricarpe. Le style est devenu latéral (*AP*, fig. 50) par développement exagéré de la face dorsale du carpelle ; mais au-dessous de son point d'attache, les bords carpellaires sont encore simplement rapprochés (*AP*$_1$, *AP*$_2$).

Dans la Sagittaire, les débuts de la germination des akènes sont analogues à ceux des *Alisma*. Les dispositions morphologiques rappellent celles que j'ai décrites pour l'*A. Plantago*.

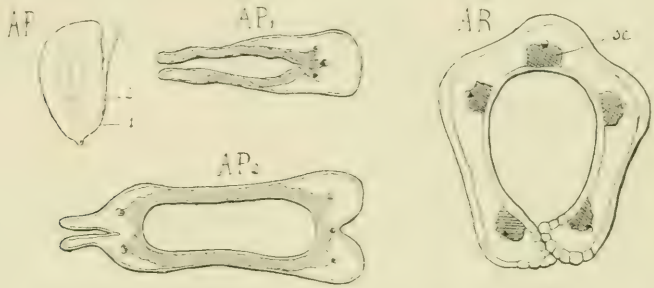


Fig. 50. — *Alisma Plantago* : *AP*, akène vu de côté ; *AP*$_1$, coupe à la base du fruit : le carpelle est à peine fermé ; *AP*$_2$, coupe vers le milieu : les bords sont soudés, la couche scléreuse devient continue. *AR*, coupe d'un akène d'*Alisma ranunculoides* : les deux bords carpellaires sont seulement juxtaposés.

En résumé, dans ces deux genres d'Alismacées, la *déhiscence est suturale* à la germination, comme elle l'est, tardivement, à maturité, dans les fruits de *Damasonium*.

POTAMÉES

La description et la germination des akènes des *Potagometon*, déjà entreprises par plusieurs auteurs, en particulier par Irmisch (1), ont été reprises et complétées par L. François (2). Le fruit renferme une graine sans albumen dont l'embryon est recourbé en crochet dans son plan médian. La paroi du fruit se moule sur cet embryon, et sa cavité, vers le sommet du fruit, se recourbe en crosse vers la face ventrale (*P*$_2$, fig. 51). Le cotylédon, assez petit, est logé dans cette crosse.

(1) Irmisch, Bemerkungen über die Keimpflanze einiger Potamogeten Arten. *Zeitsch. f. die ges. Naturviss.*, 1872.
(2) L. François, *loc. cit.*

A la germination, l'accroissement de la tigelle de l'embryon fait détacher un opercule dorsal allongé, contre lequel elle s'appuyait, et dont le pourtour apparaît comme un sillon, *s*, sur le fruit entier, et surtout sur la partie sclérifiée, sorte de noyau entouré de tissu lacuneux.

Une coupe transversale médiane montre que la fente qui détache l'opercule est préparée par l'existence d'une lame de cellules à membranes restées minces et cellulosiques (1). J'ai cherché quelle pouvait être l'origine de cette particularité.

Il faut d'abord remarquer que sur la coupe (P_2), le bord

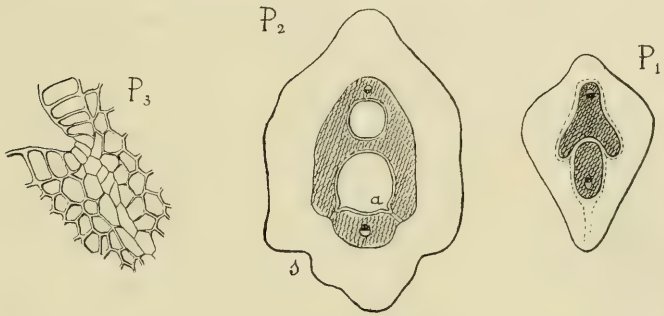


Fig. 51. — *Potamogeton natans* : P_1, coupe tranversale au sommet de l'akène : cavité du fruit réduite à une double lame épidermique comprimée entre deux massifs scléreux; P_2, coupe vers le milieu, traversant deux fois la cavité courbe ; P_3, détail de l'angle *a*.

interne de la lame à membranes cellulaires minces suit un sinus, *a*, de la cavité du fruit. Au fond de ce sillon les cellules sclérifiées de l'épiderme sont plus étroites qu'ailleurs (P_3) et allongées dans la direction même du sillon, alors que partout ailleurs leur direction est variable. Elles sont aussi moins fortement lignifiées. Le sinus est d'autant plus accentué qu'on s'approche plus du haut et du bas de l'akène. Au sommet (P_1), en particulier, la cavité du fruit s'atténue brusquement en une étroite fente transversale se prolongeant sur son pourtour par la lame cellulaire double, de faible résistance. Ces dispositions sont comparables à celles que nous avons signalées dans les fruits des *Cornus* ou des *Teucrium*. L'explication doit être analogue : pendant le développement, un pli s'est produit sur le

(1) L. Francois, *loc. cit.*

pourtour du péricarpe, appliquant la face dorsale contre la face ventrale. Plus tard, l'accroissement de la graine a écarté les deux faces, et effacé partiellement le pli.

CYPÉRACÉES

Le fruit des Cypéracées est un akène, il dérive d'un ovaire à trois carpelles ouverts reployés en dedans le long de leur nervure médiane, et intimement soudés par leurs bords. Les plis médians s'accentuent souvent tous les trois au cours du développement du fruit : l'akène mûr est alors nettement triquètre. Parfois un angle s'efface tandis que les deux autres s'accentuent, le fruit mûr est alors aplati. Parfois enfin les trois angles sont effacés, sauf au sommet, et le fruit devient ovoïde. Ces trois dispositions, ou deux d'entre elles, peuvent coexister dans une même espèce ; les deux premières sont plus fréquentes dans les *Scirpus*, la troisième dans les *Carex*.

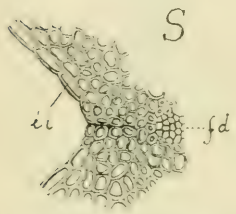


Fig. 52. — Coupe transversale de la couche scléreuse dans l'angle d'un akène de *Scirpus maritimus* : *éi*, épiderme interne : *fd*, nervure médiane d'un carpelle.

La graine renferme un embryon droit, à radicule supère. A la germination, dans tous les cas, la radicule sort au sommet ; le péricarpe se fend le long d'un, deux ou trois angles, selon la position du fruit. L'axe hypocotylé et la gemmule se dégagent facilement. La pointe du cotylédon reste parfois incluse pendant quelque temps dans le péricarpe qui se trouve soulevé.

Dans le *Scirpus maritimus* dont le fruit est à 2-3 angles, ainsi que dans plusieurs autres *Scirpus*, le péricarpe, comporte une couche scléreuse formée de 7-8 assises d'éléments canaliculés, un peu allongés suivant l'axe, et un épiderme interne à fibres courtes allongées équatorialement. Aux angles (*S*, fig. 52), l'épiderme interne replié forme vers l'extérieur une double lame dont les éléments plus étroits se redressent parallèlement à l'axe. Contre le fond de la double lame épidermique, les éléments scléreux contigus à l'épiderme deviennent eux aussi plus étroits et plus allongés,

formant un cordon fibreux dans lequel s'enfonce en partie le faisceau libéro-ligneux médian du carpelle, *fd*. Ces dispositions, qui assurent la rupture des angles à la germination, s'atténuent et s'effacent même vers le bas.

Dans les autres Cypéracées, des dispositions analogues s'observent.

En résumé, dans les Cypéracées, la déhiscence passive à la germination est *loculicide* et favorisée par des variations de structure dues à des plis médians des carpelles.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

L'étude d'un grand nombre de fruits indéhiscents à péricarpe scléreux nous a montré que leur ouverture, à la germination, se fait, dans la grande majorité des cas, par des fentes régulières dont la position est constante pour une espèce donnée. Cette ouverture est en somme une *déhiscence tardive*.

I. **Modes d'ouverture**. — On retrouve ici la plupart des modes connus pour les fruits déhiscents.

1° Dans un petit nombre de cas, les bords soudés des carpelles se séparent : il y a *déhiscence suturale* : fruits monocarpellaires des *Alisma*, bicarpellaires des *Fumaria* ; articles indéhiscents des fruits de *Raphanus*, *Crambe*...

2° Ailleurs, chaque carpelle se fend le long de sa nervure médiane : la déhiscence est *dorsale* ou *loculicide* : akènes ou noyaux des *Juglans*, *Olea*, *Polygonum*,...

3° Dans la grande majorité des cas, les akènes ou les noyaux de drupes des Rosacées, des Renonculacées, des Urticacées, qui sont monocarpellaires, montrent une déhiscence *à la fois suturale et dorsale*.

4° Certaines silicules indéhiscentes de Crucifères présentent la *déhiscence siliquaire*, lors de la germination : *Isatis*, *Myagrum*.

5° Dans les *Beta*, les Labiées à style terminal, les Borraginées à style terminal, les Héliotropiacées, les *Potamogeton*, la déhiscence est *operculaire*.

6° Dans bien des cas, comme dans les Labiées et les Borraginées à style basal, la position des fentes d'ouverture est en rapport complexe avec la topographie des carpelles.

7° Dans les Composées, la paroi du fruit mûr, provenant d'un ovaire infère, et qui s'ouvre souvent de façon très régulière (Liguliflores), ne correspond plus à la paroi des carpelles, dont les tissus sont presque complètement résorbés.

Le mode d'ouverture offre, dans certaines familles, une grande constance : Urticacées, Composées liguliflores. Ailleurs, les tribus d'une même famille offrent de remarquables diffé-

rences qui viennent s'ajouter aux caractères distinctifs déjà connus : ainsi les Labiées à style terminal se distinguent, par la déhiscence operculaire des akènes, des Labiées à style basal, où l'ouverture se fait le long de fentes longitudinales. Ailleurs encore, le mode d'ouverture est variable, et présente divers types avec formes de passage : Crucifères.

II. **Mécanisme de l'ouverture du péricarpe.** —Dans tous les cas que j'ai étudiés *la rupture du péricarpe est due avant tout à l'accroissement de volume de la graine en germination.* Rarement, la pression de rupture ainsi développée est globale, le péricarpe s'ouvre d'un seul coup (*Parietaria*, certains *Cerasus*). Le plus souvent elle est progressive, quoique rapide, et commence au point d'appui de la radicule qui, en croissant, fait l'office de coin. De la sorte, les lignes d'ouverture partent toujours du point où est placée la radicule : base du fruit chez les Renonculacées Renonculées, à radicule infère, sommet chez les Clématitées et les Anémonées, à radicule supère.

L'ouverture à la germination des akènes et des noyaux est donc une *déhiscence passive*, comparable à celle que présente, avant maturité complète, sous l'effort de la croissance de la graine, le fruit du Fusain, pour lequel M. Leclerc du Sablon a créé le terme. La poussée interne apparaîtra comme suffisante, dans la plupart des cas, pour déterminer la rupture des lignes faibles du péricarpe, si l'on pense que celles-ci sont encore amollies par l'eau qui les imprègne.

Il est très possible aussi que des actions diastasiques, dues à des sucs sécrétés par la racine, aident à la rupture et quelquefois la préparent, comme l'a montré M. Véchot pour les *Medicago*. Ces actions peuvent d'ailleurs être dues à l'intervention des bactéries ou des moisissures : il m'est arrivé souvent de voir des akènes et des noyaux très durs (*Lithospermum*, *Celtis*), envahis par les moisissures, s'ouvrir à la longue, sans avoir germé.

Certains akènes ou noyaux, soumis à une dessiccation assez poussée, ou mieux à des alternances de sécheresse et d'humidité, présentent une déhiscence vraie. Ainsi, les noyaux des *Prunus* s'ouvrent alors par une fente suturale qui dans les

espèces à long fruit atteint 1 millimètre de large. Une rupture de la ligne dorsale accompagne cette fente. La structure de ces noyaux montre que les règles de Leclerc du Sablon leur sont applicables. Cette déhiscence vraie, partiellement perdue, peut parfois aider à l'ouverture du fruit. Mais, dans les conditions naturelles, la poussée interne signalée plus haut se substitue le plus souvent au mécanisme actif inopérant et la déhiscence devient exclusivement passive.

III. Déterminisme anatomique de l'ouverture. — La place des lignes d'ouverture est déterminée anatomiquement par l'existence de régions de faible résistance. On retrouve ici toutes les dispositions structurales indiquées pour les fruits déhiscents. En voici quelques-unes :

1° *Faible soudure des bords carpellaires concrescents* ; les cellules épidermiques sont plus petites, moins lignifiées que les éléments contigus : noyaux des *Prunus*, fruits des *Ficaria*, des *Fumaria*, des *Alisma*.

2° *Lames de cellules peu ou point lignifiées traversant radialement la couche scléreuse du fruit* :

a) Lames longitudinales : Liguliflores, Juglandacées ;

b) Lames courbes, circonscrivant un opercule : *Bunias*.

3° *Orientation différente des cellules ou fibres de la zone scléreuse.*

a) Les éléments s'allongent dans le plan de rupture parallèlement à l'axe : *Fagopyrum* ;

b) Ils s'allongent radialement : *Rosa*, *Olea*, *Cornus*.

4° *Les éléments scléreux sont plus étroits* : Labiées à style basal, Urticées, *Potamogeton*.

IV. Déterminisme morphologique de la position des lignes de déhiscence. — La position des lignes d'ouverture, aussi bien dans les fruits déhiscents que dans les fruits indéhiscents, me paraît, au moins dans beaucoup de cas, liée à des dispositions morphologiques des carpelles constituants.

1° *Dans beaucoup de cas*, comme on sait, *la ligne de suture des bords carpellaires devient une ligne de déhiscence.*

2° *Dans un très grand nombre de fruits, la ligne de déhiscence*

se fait le long de l'arête d'un angle ou d'un pli carpellaire plus ou moins précoce : sa formation est la conséquence de la formation du pli. Les angles deviennent ainsi des sortes de charnières à sclérification retardée, permettant par leur mollesse persistante et leur ouverture progressive l'accroissement de la cavité interne du fruit. Ils peuvent donc s'effacer plus ou moins tôt, plus ou moins complètement, pendant la maturation. Mais ils laissent des traces reconnaissables :

a) Les éléments, le long de l'arête, sont moins développés, et montrent souvent, à maturité, un véritable écrasement latéral : *Rumex*, *Potamogeton*, *Lamium*.

b) Souvent les faces internes des deux lobes du pli, venues de bonne heure au contact, ont adhéré l'une à l'autre. Le pli persistant partiellement dans le fruit mûr, les éléments épidermiques ou hypodermiques des faces accolées forment des lames radiales peu lignifiées. La déhiscence n'est que le décollement des deux faces du pli : *Juglans*, *Cornus*, *Rosa*...

c) Parfois l'arête du pli s'allonge, en s'incurvant, vers le sommet du fruit. Les éléments scléreux transverses des deux faces se déplacent alors obliquement de part et d'autre de l'arête, de façon à chevronner vers le haut, disposition favorisant la rupture (ligne dorsale des *Prunus*...).

Quant à la position des plis, elle peut être déterminée de deux façons principales :

a) Le carpelle jeune se ploie le long d'une nervure : nervure médiane chez les *Juglans*, les *Rosa*, les *Polygonum*, les *Prunus*... ; nervure secondaire chez les *Cornus*. Nous retrouvons ainsi, précisée, cette remarque depuis longtemps faite : les lignes de déhiscence suivent souvent les nervures du fruit.

b) Il se produit une sorte d'écrasement du fruit dû à une croissance plus rapide d'une de ses faces, processus comparable à celui qui dans les œufs animaux peu riches en vitellus aboutit à la formation de la gastrula : *Beta*, *Heliotropium*... Le plissement est alors parfois guidé par une courte fente suturale, qu'il ne fait que prolonger : akènes des Labiées et des Borraginées à style terminal.

Cette interprétation de la production d'une ligne d'ouverture

le long d'un pli s'applique facilement à certains fruits déhiscents, par exemple aux gousses des Légumineuses.

3° *La déhiscence spéciale des siliques des Crucifères et des Fumariées* s'explique par la formation d'un large cadre vasculaire spécial, empruntant les bords concrescents des carpelles. Ce cadre est formé de la bande placentaire double, à orientation normale, et des faisceaux funiculaires à orientation inverse, qui s'en détachent et viennent former une seconde bande doublant intérieurement la première. De chaque côté, les éléments de la paroi carpellaire, contigus à ce massif complexe, écrasés contre lui par la croissance rapide des deux valves, restent étroits, et se lignifient mal. D'où formation de deux lignes de déhiscence pour chaque moitié de la silique.

Le manque de formation du cadre placentaire amène toujours la disparition de la déhiscence siliquaire remplacée alors par la déhiscence suturale : *Crambe*, *Raphanus*, *Neslia*, *Fumaria*.

V. **Passage de la déhiscence à l'indéhiscence.** — *Les causes de la perte de déhiscence à la maturité* peuvent être indiquées dans quelques cas : raccourcissement du fruit par réduction du nombre des graines (cas fréquent : akènes des Renonculacées, Rosacées.....) ; absence du cadre placentaire chez les Crucifères ; rupture en articles courts d'un fruit allongé (certaines Crucifères et Légumineuses). Dans ce dernier cas, la cause de la rupture des fruits ne doit pas être cherchée dans la formation de fausses cloisons transversales parenchymateuses : le nombre des assises cellulaires, aux étranglements, est le même qu'ailleurs. Il faut rapprocher ce fait du rétrécissement des gousses de Légumineuses (Haricot, Robinier), ou des siliques de Crucifères (Giroflée, Moutarde, bec de la silique des Choux), qui se produisent aux points où des graines ont avorté, et s'accompagnent de simplification de structure des parois et de perte partielle de la déhiscence active.

Les dispositions morphologiques et anatomiques indiquées ci-dessus sont depuis longtemps héréditairement acquises : elles se dessinent souvent très tôt, et font parfois l'objet d'une grande accélération pendant le développement du jeune fruit.

La première idée du sujet de ce Mémoire m'a été donnée par M. Gaston Bonnier, sous le titre : « La déhiscence des fruits indéhiscents. » J'espère avoir montré que cette appellation n'est paradoxale qu'en apparence, et qu'elle pourrait parfaitement s'appliquer à la présente étude.

Je prie le savant Professeur de Botanique de la Sorbonne de vouloir bien accepter l'expression de ma respectueuse gratitude pour le bienveillant accueil qu'il m'a toujours réservé, pour ses précieux conseils, et pour l'intérêt qu'il a bien voulu témoigner à l'élaboration de ce modeste travail.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

La croissance terminale de la tige et la formation des bourgeons chez l'*Equisetum palustre*, par L. Vidal 1
Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées, par L. Lavialle 39
De l'évolution de l'appareil conducteur dans le genre *Kalanchoe*, par A. Dauphiné 153
Le goudronnage des routes et son action sur la végétation avoisinante, par C.-L. Gatin 166
Sur le développement des formations médullaires des *Greenovia*, par R. Hamet 253
Sur l'ouverture des fruits indéhiscents, à la germination, par A. Joxe . . 257

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

Planche I. — Effets du goudronnage des routes (Rosier, Seringat).
Figures dans le texte 1 à 21. — Structure de l'*Equisetum palustre*.
Figures dans le texte 1 à 97. — Structure de l'ovaire et du fruit des Composées.
Figures dans le texte 1 à 15. — Structure des *Kalanchoe*.
Figures dans le texte 1 à 12. — Effets du goudronnage des routes sur la végétation.
Figures dans le texte 1 à 52. — Structur des fruits indéhiscents.

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

Dauphiné (A.). — De l'évolution de l'appareil conducteur dans le genre *Kalanchoe* 153
Gatin (C.-L.). — Le goudronnage des routes et son action sur la végétation avoisinante 166
Hamet (R.). — Sur le développement des formations médullaires des *Greenovia* 253
Joxe (A.). — Sur l'ouverture des fruits indéhiscents, à la germination . . 257
Lavialle (L.). — Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées 39
Vidal (L.). — La croissance terminale de la tige et la formation des bourgeons chez l'*Equisetum palustre* 1

Corbeil. — Imprimerie Crété.

MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VIe ARR.

Flore générale de l'Indo-Chine

Publiée sous la direction de H. LECOMTE
PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

L'ouvrage formera 7 volumes grand in-8, avec figures et 150 planches hors texte en lithographie.

VIENT DE PARAITRE :

TOME I (complet) :

Renonculacées à Sapindacées

PAR

De Boissieu, Dode, P. Dop, A. Finet, F. Gagnepain, P. Guérin, A. Guillaumin, J.-D. Hooker, H. Lecomte, F. Pellegrin, C.-J. Pitard

1907-1912, 1 volume grand in-8°, de 1070 pages, avec 131 figures dans le texte et 26 planches hors texte, en lithographie .. **65 fr. 50**

Tome II : Fascicule I, par **H. Lecomte**, 1908, 56 pages avec 7 fig. et 1 planche hors texte..... **3 fr. 50**

Tome V : Fascicule I, par **L. Courchet, C. de Candolle** et **H. Lecomte.** 1910, 1 vol. in-8°, de 96 pages, avec 10 figures et 2 planches hors texte..... **6 fr. 50**

Tome VI : Fascicule I, par **F. Gagnepain.** 1908. 1 vol. in-8°, de 128 pages, avec 13 figures et 3 planches hors texte..... **9 fr.**

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Sur l'ouverture des fruits indéhiscents à la germination, par A. Joxe 257
Table des matières contenues dans le tome XV 375
Table des planches et figures dans le texte contenues dans le tome XV 376
Table des articles par noms d'auteurs 376

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Figures dans le texte 1 à 52. — Structure des fruits indéhiscents.

15938-11. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVI

COLUMBIA UNIVERSITY
LIBRARY.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1912

Droits de traduction et de reproduction réservés.

88e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. XVI. Nos 1 à 3.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVI. — Nos 1 à 3.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1912

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Juillet 1912.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

---

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1883).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1883 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.
22 volumes ..... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger. ..... 30 fr.

FORMATION
DE PIGMENTS ANTHOCYANIQUES
DÉTERMINÉE DANS LES FEUILLES
PAR LA DÉCORTICATION ANNULAIRE DES TIGES

Par RAOUL COMBES

COLUMBIA UNIVERSITY LIBRARY

I. — Introduction.

Dans une Note (1) publiée en 1909, j'ai rendu compte des résultats d'observations relatives à l'apparition de pigments rouges dans les feuilles de deux espèces d'arbustes, le *Spiræa prunifolia* et le *Spiræa paniculata*, survenue à la suite de décortications annulaires opérées accidentellement sur les rameaux par des insectes.

Le pigment rouge ne s'étant développé que sur les feuilles des rameaux ayant subi la décortication annulaire, et les feuilles insérées au-dessus des régions décortiquées étant seules colorées en rouge, j'ai attribué le rougissement à la décortication annulaire accidentelle observée. Rapprochant ces faits des résultats obtenus par Overton, Molliard, Palladine, et par moi-même, dans des recherches entreprises sur la formation des pigments anthocyaniques chez les végétaux, j'ai montré que, dans les cas de rougissement étudiés par les divers auteurs, aussi bien que dans celui des feuilles de rameaux décortiqués, la formation du pigment pouvait être rapportée à la même cause : l'accumulation de composés sucrés dans les tissus.

(1) R. Combes. — Production d'anthocyane sous l'influence de la décortication annulaire (*Bulletin de la Société Botanique de France*. T. LVI. 4e série. T. IX, p. 227. 1909).

AUG 1 0 1917

Dans les plantes cultivées par Overton et par Molliard en milieux sucrés, le rougissement était dû à l'accumulation d'hydrates de carbone ayant pour origine les sucres fournis artificiellement par le milieu de culture. Dans les rameaux décortiqués de *Spiræa*, la formation du pigment anthocyanique pouvait s'expliquer par l'accumulation, au-dessus des points décortiqués, d'hydrates de carbone provenant de la synthèse chlorophyllienne.

Je terminais ma Note en manifestant l'intention de faire connaître ultérieurement les résultats d'expériences entreprises d'une manière systématique pour contrôler les différents points de mon hypothèse. Ce sont les résultats de ces expériences que je vais exposer.

II. — Historique.

Dans un premier Mémoire (1), publié en 1909, j'ai résumé les principaux travaux qui avaient été faits par les divers auteurs, jusqu'à cette époque, sur la formation de l'anthocyane.

Dans un second Mémoire (2), publié en 1910, j'ai complété ce premier exposé bibliographique en rendant compte des travaux relatifs à cette question parus en 1909 et 1910. Je vais résumer maintenant les recherches des différents auteurs qui se sont occupés récemment de la formation des pigments anthocyaniques, de manière à compléter mes deux exposés bibliographiques antérieurs. Je ne parlerai cependant pas ici des travaux purement chimiques qui viennent d'être publiés sur cette question, me réservant de les analyser dans un prochain Mémoire où j'exposerai les résultats de mes recherches chimiques sur l'anthocyane.

Après avoir rendu compte des principales études publiées récemment sur les différentes questions relatives au rougissement, je résumerai les observations faites jusqu'ici par divers auteurs, et qui ont plus particulièrement trait à la question

(1) R. Combes. — Rapports entre les composés hydrocarbonés et la formation de l'anthocyane (*Annales des Sciences naturelles. Botanique*, 9e série, pp. 275-303. 1909).

(2) R. Combes. — Les échanges gazeux des feuilles pendant la formation et la destruction des pigments anthocyaniques (*Revue générale de Botanique*, T. XXII, p. 177. 1910).

dont je m'occuperai dans ce Mémoire : l'influence de la décortication annulaire des tiges sur la coloration des feuilles. Il serait inutile de rappeler les nombreux travaux qui ont été entrepris en vue d'étudier les différents problèmes relatifs à la décortication annulaire des tiges ; parmi ces travaux, je ne m'occuperai donc que de ceux dans lesquels il est question de l'influence exercée par la décortication annulaire des tiges sur la pigmentation des feuilles.

Parmi les recherches relatives à la formation de l'anthocyane, signalons tout d'abord le Mémoire de Katić (1). L'auteur a étudié la formation du pigment anthocyanique chez un assez grand nombre de plantes, mais les expériences ont surtout porté sur l'*Hydrilla verticillata*.

Katić expose les résultats qu'il a obtenus dans l'étude de l'influence de solutions nutritives renfermant différents composés organiques et inorganiques, des réactions alcaline et acide du milieu nutritif, de la lumière, de la température, de l'anhydride carbonique, des acides, et enfin des ferments, sur la formation du pigment rouge. Puis l'auteur rend compte de ses recherches chimiques sur l'anthocyane de l'*Hydrilla verticillata*, et décrit les modifications qui se produisent dans les cellules au moment où l'anthocyane se forme.

Les principaux faits mis en évidence dans ces recherches sont les suivants :

Parmi les sucres, le saccharose, le glucose et le lévulose déterminent la formation d'anthocyane dans les tissus des plantes auxquelles on fait absorber ces composés.

Le rougissement est moins rapide et moins intense lorsqu'on remplace ces sucres par le maltose, le lactose, le raffinose, la mannite ou l'inuline.

Lorsqu'une plante se développe dans une solution peu riche en composés nutritifs, l'augmentation de la proportion du gaz carbonique dans l'air qui l'environne accélère la formation du pigment rouge dans ses tissus.

(1) D. L. Katić. — Beitrag zur Kenntnis der Bildung des roten Fabstoffs (Anthocyan) in vegetativen Organen der Phanerogamen (Inaugural-Dissertation. Halle, 1905).

L'*Hydrocharis morsus-ranæ*, la variété rouge de l'*Allium Cepa* et le *Phalaris canariensis* sont capables de se pigmenter, même lorsqu'on les oblige à se développer à l'obscurité. L'*Hydrilla verticillata* s'y colore d'une manière très intense si on lui fournit une solution de saccharose, de glucose ou de lévulose ; la pigmentation est beaucoup plus faible, à l'obscurité, dans une solution de maltose.

Chez toutes les espèces étudiées, la pigmentation est d'autant plus intense que l'éclairement auquel se développent les plantes est plus fort.

Chez le *Rosa* et chez le *Saxifraga cordifolia*, la formation d'anthocyane est plus rapide aux basses températures (entre 1° et 10°) qu'aux températures élevées. Il n'en est pas de même chez toutes les autres espèces étudiées ; dans ces dernières, la pigmentation est plus rapide au-dessus de 16° qu'à une température inférieure.

La présence du tannin dans les tissus ne paraît pas indispensable à la formation des pigments anthocyaniques, car l'*Hydrilla*, le *Phalaris*, l'*Elodea*, l'*Allium*, etc., n'en contiennent pas avant l'apparition du pigment rouge. Par contre, chez toutes les espèces étudiées, le tannin a pu être mis en évidence dans les cellules pigmentées.

L'auteur n'a pu caractériser les oxydases, dans les tissus du *Rosa* et du *Saxifraga cordifolia*, ni chez les individus privés de pigment rouge, ni chez ceux qui s'en trouvaient pourvus.

Le travail de Katić nous apporte donc un certain nombre de faits nouveaux qui viennent compléter nos connaissances sur la formation de l'anthocyane, surtout pour ce qui est relatif au rôle joué par les sucres, par la lumière et par la température sur le phénomène de la pigmentation.

Louis Granier et Claude Brun (1) ont signalé, dans la *Revue horticole*, différents cas de formation d'anthocyane survenue chez des individus n'ayant pas fleuri. Ces auteurs, ainsi que Jumelle (2) et Jacob de Cordemoy (3) ont expliqué la produc-

(1) Louis Granier et Claude Brun. — *Revue horticole*. 1907 et 1908.

(2) H. Jumelle. — A propos de la coloration automnale des feuilles (*Revue horticole*, p. 20. 1908).

(3) Jacob de Cordemoy. — A propos de la coloration rouge des feuilles (*Revue horticole*. p. 31. 1908).

tion du pigment rouge chez ces plantes par l'accumulation, dans les tissus pigmentés, des sucres qui auraient dû être employés dans la formation des fleurs et des fruits si les plantes avaient fleuri et fructifié, et qui se sont trouvés inutilisés du fait de la non-floraison de ces individus.

M. Miyoshi (1) signale différents cas de production de pigment rouge chez les végétaux croissant dans les contrées tropicales.

G. Abbott (2) remarque qu'un Hêtre rouge qui avait été partiellement couvert de sacs pour protéger quelques branches contre la gelée produisit sous cet abri des feuilles privées de pigment rouge, et présentant par conséquent une couleur verte. Deux jours après que fut enlevé l'abri qui protégeait les feuilles du Hêtre, non seulement contre le froid, mais aussi contre la lumière, les feuilles vertes commencèrent à produire du pigment rouge.

A. M. Smith (3) a fait un certain nombre d'observations relatives à la température interne des feuilles. Quelques-unes de ces observations portèrent en même temps sur des feuilles vertes et sur des feuilles rouges. Il résulte de ces recherches que la température interne, prise dans la nervure médiane ou dans le mésophylle d'une feuille, est plus élevée dans une feuille rouge que dans une feuille verte. Ces observations confirment donc les résultats des recherches de Stahl (4).

J. Schwertschlager (5) et J. F. Sacher (6) font connaître les propriétés de l'anthocyane du Radis : cette matière colorante se classe dans le goupe des pigments anthocyaniques colorés en bleu lorsqu'ils sont en solution neutre, rougissant sous

(1) M. Miyoshi. — Ueber die Herbst-und Trockenröte der Laubblätter (*Journ. of the Coll. of Sci. Imp. Univ. of Tokyo*, XXVII. Art. 2. 1909).

(2) G. Abbott. — The colours of Leaves (*Fagus sylvatica purpurea*) (*Nature*. LXXX. 2064, p. 429. 1909).

(3) A. M. Smith. — On the internal temperature of leaves in tropical insolation, with special reference to the effect of their colour on the temperature; also observations on the periodicity of the appearance of young coloured leaves of trees growing in Peradeniya Gardens (*Ann. royal bot. Gardens, Peradeniya*. IV, pp. 229-298. 1909).

(4) Stahl. — Ueber die bunte Laubblätter (*Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg*, vol. XIII, 2, pp. 137-216. 1896).

(5) J. Schwertschlager. — Der Farbstoff der roten Radieschen (*Chem. Zeitg.* XXXIV, p. 1257. 1910).

(6) J. F. Sacher. — Der Farbstoff der roten Radieschen (*Chem. Zeitg.* XXXIV, p. 1333. 1910).

l'influence des acides, et passant au vert en présence des alcalis.

P. Q. Keegan (1) propose une nouvelle explication de la formation des pigments anthocyaniques. Pour cet auteur, les anthocyanes résulteraient de la destruction des composés protéiques. Les protéides contenus dans la corolle d'une fleur, par exemple, se détruiraient d'une manière d'autant plus rapide et d'autant plus complète que les étamines et les carpelles de cette fleur sont plus nombreux et plus volumineux. Les groupements aromatiques résultant de la désagrégation de ces protéides s'accumuleraient dans la corolle et constitueraient des chromogènes donnant ensuite naissance aux pigments anthocyaniques. Keegan explique ainsi, non seulement la formation des pigments, mais aussi la diversité de leur coloration. Il pense que, lorsque la désagrégation des protéides de la corolle est complète, ce sont des pigments bleus qui prennent naissance ; lorsqu'elle est incomplète mais cependant assez intense, les pigments qui se forment sont rouges ; enfin ils sont jaunes ou blancs lorsque la désagrégation est faible. Il résulterait de cette manière de voir que les fleurs renfermant des étamines et des ovules nombreux et très développés auraient des pétales vivement colorés en bleu ou en rouge, tandis que les pétales seraient jaunes ou incolores dans les fleurs renfermant des étamines et des ovules peu nombreux et faiblement développés.

Cette hypothèse a été émise par Keegan à la suite d'expériences consistant à évaporer des solutions de divers pigments ou chromogènes extraits des pétales de différentes fleurs en présence de succinate de manganèse, et à observer la coloration des dépôts formés. L'auteur, ayant constaté que les chromogènes tanniques contenus dans certaines fleurs très vivement colorées ne s'y trouvaient qu'en quantité extrêmement faible, et ne donnaient naissance dans ses expériences, qu'à des pigments jaunes, fut amené à penser que la formation et le développement des pigments bleus et rouges étaient dus à des phénomènes tout à fait locaux, à des transformations n'intéressant pas la plante entière mais localisées dans les enveloppes florales. En partant de ce

(1) P. Q. Keegan. — Results of experiments on the floral colours (*The Naturalist*, pp. 225-226. 1910. — *Nature*, vol. LXI, pp. 105-106. — *The Naturalist*. 1902 à 1910).

principe, il formula l'explication que je viens de rapporter ci-dessus. C'est une nouvelle manière de voir, purement hypothétique comme tant d'autres qui ont été proposées par divers auteurs.

R. Chodat (1) signale de nouveaux exemples de raisins panachés blancs et rouges ; ces phénomènes de panachure des fruits sont intéressants à différents points de vue, et particulièrement à celui qui nous occupe.

L'auteur décrit des grappes de raisins panachés qui proviennent d'une vigne située à Sierre, dans le Valais. Certaines grappes, récoltées sur un cep de « Dôle » à grains rouges, présentent, au milieu des grains rouges, quelques grains blancs semblables à ceux qui sont produits par un cep de « Johannisberg » à grains blancs, voisin du précédent. Certains grains sont même colorés en rouge sur une moitié de leur surface et en blanc sur l'autre moitié ; la ligne de démarcation entre les deux moitiés est alors extrêmement nette et régulière. Plusieurs exemples analogues au précédent sont signalés par Chodat, et l'auteur rappelle que de nombreux cas semblables ont déjà été décrits par divers observateurs.

Continuant ses recherches sur les prochromogènes, les chromogènes et les pigments de respiration, Palladine (2) a étudié récemment le prochromogène contenu dans les germes de froment, en vue de tenter une extraction et de déterminer les propriétés de ce composé. Les résultats obtenus par l'auteur dans ses recherches sont les suivants :

Le prochromogène des germes de froment est soluble dans l'eau, il peut donc être extrait des tissus à l'aide de ce solvant.

L'émulsine décompose ce prochromogène, donnant ainsi naissance à un chromogène susceptible de se colorer lorsqu'on l'oxyde au moyen de la peroxydase sans addition d'eau oxygénée. Ce prochromogène peut aussi être extrait par l'alcool éthylique ou l'alcool méthylique ; l'acétone le précipite de ses solutions alcooliques.

(1) R. Chodat. — Sur des grappes de raisins panachés (*Institut de Botanique de l'Université de Genève*, 8e série. Ve fascicule, pp. 359-363. 1910).

(2) Palladin. — Synergin, das Prochromogen des Atmungspiments der Weizenkeime (*Biochemische Zeitschrift*, pp. 442-449. 1910).

Le prochromogène des germes de froment est insoluble dans l'éther et dans l'acétone. En épuisant les germes au moyen de l'alcool méthylique, et en traitant la solution obtenue par l'acétone, on obtient un précipité qui renferme le prochromogène.

Ce précipité, redissous plusieurs fois dans l'alcool méthylique, et reprécipité par l'acétone, se présente sous forme d'une masse blanche, compacte et collante, facilement soluble dans l'eau. Les cendres de cette substance renferment du phosphore, du calcium et du fer. La solution dans l'eau ne réduit pas la liqueur de Fehling, mais elle devient réductrice après hydrolyse en présence de l'acide sulfurique à chaud.

Au moyen de la précédente méthode, basée sur des épuisements à l'aide de l'alcool méthylique et des précipitations par l'acétone, l'auteur pense avoir isolé le prochromogène des germes de froment. Étant donnés les caractères de la substance obtenue dans ces conditions, il croit pouvoir considérer cette dernière comme un phosphatide présentant un radical hydrocarboné. Il propose d'attribuer à ce prochromogène le nom de *synergine*.

Du fait que pendant l'autolyse des germes de froment il se forme un pigment brun foncé, tandis que dans l'oxydation du prochromogène isolé de ces germes il se produit une coloration rouge pourpre, Palladine conclut que le prochromogène ne se comporte pas comme une matière oxydable, mais seulement comme une substance servant à la transmission de l'oxygène.

En vue de rechercher des renseignements sur la nature de son chromogène, l'auteur a étudié l'action du mélange d'émulsine et de peroxydase sur un certain nombre de composés organiques. Il a ainsi constaté que l'esculétine, l'amygdaline, l'apiine, la cholestérine, la cratægine, la cyclamine, la digitaline, la filicine, la salicine, la saligénine, la solanine, la syringine, la phytine, le quercitrin, la tyrosine, la lécithine, l'inosite, le galactose, le raffinose ne se colorent pas en présence du mélange des deux ferments. Seule, parmi les corps étudiés, l'arbutine a produit une coloration rouge qui est toutefois beaucoup moins intense que celle qui est obtenue avec le prochromogène isolé des germes de froment.

On sait que Palladine (1) a montré que les substances susceptibles de s'oxyder sous l'influence des ferments oxydants sont très répandues dans les tissus des végétaux. Supposant que l'ensemble formé par les substances oxydables et les ferments oxydants jouait un rôle important dans les processus d'oxydation qui constituent le phénomène respiratoire, le savant physiologiste a appelé les substances oxydables dont il vient d'être question des *chromogènes respiratoires*.

Pour Palladine, presque toutes les plantes renferment dans leurs tissus des ferments oxydants et des chromogènes respiratoires. De plus, ces deux séries de corps ne jouent pas seulement un rôle important dans le phénomène respiratoire, ces substances prennent également part à la formation des pigments qui se constituent dans certains cas au sein des tissus végétaux. Dans les conditions les plus ordinaires, les oxydases fixent de l'oxygène sur les chromogènes, mais ces derniers ne manifestent pas leur oxydation d'une manière apparente, car l'oxygène, aussitôt fixé sur les chromogènes, est immédiatement repris par d'autres ferments qui sont les réductases. Cependant, dans certains cas, les phénomènes d'oxydation prenant une intensité plus grande que les phénomènes de réduction, l'oxygène se trouve fixé d'une manière définitive sur les chromogènes, ces derniers se colorent de ce fait, et des pigments prennent ainsi naissance. Palladine range les anthocyanes dans les composés colorés qui se forment de cette manière ; pour cet auteur, les pigments anthocyaniques résultent donc de l'oxydation des chromogènes respiratoires.

Plus tard, Palladine (2) fut amené à introduire dans sa théorie la notion de l'existence des *prochromogènes*. Certaines plantes ne renfermeraient pas le chromogène à l'état libre dans les tissus, ce composé existerait dans la plante sous la forme d'une combinaison, le prochromogène. Pendant la plus grande partie de la période végétative, le chromogène ne prendrait naissance, aux dépens du prochromogène, que peu à peu et par petite

(1) W. Palladin. — Ueber die Bildung der Atmungschromogene in den Pflauzen (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*. H. 6. 1908).

(2) W. Palladin. — Ueber Prochromogene der pflanzlichen Atmungschromogene (*Berichte der deuts. Bot. Ges.* Bd. XXVII. 1909).

quantité à la fois, tout juste pour satisfaire aux processus d'oxydation. La mise en liberté du chromogène serait réglée par un enzyme susceptible d'opérer la décomposition du prochromogène. Dans certains cas, le chromogène étant mis en liberté en grande quantité, s'oxydant activement et d'une manière définitive, donnerait naissance à un pigment.

La pigmentation se produirait donc d'une façon un peu plus compliquée chez les plantes à prochromogènes que chez celles qui renferment les chromogènes à l'état libre.

Je n'envisagerai pas ici la théorie émise par Palladine en me plaçant au point de vue de l'explication du phénomène respiratoire, je ferai seulement remarquer que si l'on considère cette théorie comme une explication du processus de la pigmentation, et plus particulièrement comme une façon de concevoir la formation des pigments anthocyaniques, il faut se rappeler que cette manière de voir est uniquement basée sur des hypothèses. En effet, si, dans les plantes à anthocyane, on appelle *chromogène* une substance qui, sous l'influence de ferments oxydants, *s'oxyde et se colore d'une manière quelconque*, et si l'on appelle *prochromogène* une substance qui, au contact du mélange d'un ferment hydrolysant et d'un ferment oxydant, *se dédouble, s'oxyde et se colore d'une manière quelconque*, l'existence de tels corps chez plusieurs plantes à anthocyane a été nettement mise en évidence par Palladine. Mais, si l'on appelle *chromogène* une substance qui, dans une plante déterminée, est susceptible de donner naissance, sous l'influence de ferments oxydants, à un pigment *ayant exactement la constitution et les propriétés de l'anthocyane produite dans certaines conditions par cette plante*; et si l'on appelle *prochromogène* une substance qui, dans une plante donnée, est susceptible de donner naissance, en présence du mélange d'un ferment hydrolysant et d'un ferment oxydant, à un pigment *ayant exactement la constitution et les propriétés de l'anthocyane produite par cette plante*, l'existence de tels corps reste entièrement à démontrer.

Toutefois, la théorie de Palladine, même si on la considère seulement comme une hypothèse essayant d'expliquer les phénomènes de pigmentation, offre un notable intérêt ; nous allons d'ailleurs la retrouver tout à l'heure sous une forme très peu

différente en résumant un récent travail de Miss Wheldale.

Palladine et Iraklionoff (1) ont fait un certain nombre d'expériences en vue d'étudier les rapports qui existent, chez les végétaux, entre les diastases oxydantes et les « pigments respiratoires ». Palladine classant les anthocyanes dans ces pigments, les recherches de ces deux auteurs son intéressantes au point de vue qui nous occupe.

La localisation de la peroxydase et celle des chromogènes et prochromogènes respiratoires ont permis de constater que, dans les tissus, le ferment oxydant se trouve réparti dans les mêmes régions que le chromogène ou le prochromogène.

Les auteurs ont constaté que les procédés qui permettent de mettre en évidence ces deux dernières séries de composés diffèrent suivant les plantes auxquelles on s'adresse. Une même substance n'agit pas de la même manière sur la formation des pigments respiratoires chez les diverses espèces végétales. C'est ainsi que le chlorure de sodium employé en solution concentrée empêche la formation des pigments dans la racine de la Betterave blanche, tandis qu'il ralentit seulement la pigmentation dans les embryons de Blé et les tiges étiolées de Fève. De même, l'émulsine empêche la formation des pigments dans les tiges étiolées de Fève et l'accélère au contraire dans les embryons de Blé.

Lorsqu'on a porté à l'ébullition les extraits aqueux contenant des chromogènes respiratoires, il devient impossible ensuite de déterminer la transformation de ces composés en pigments; Palladine et Iraklionoff pensent que, dans ce cas, la chaleur change profondément la constitution chimique des chromogènes respiratoires, et que peut-être il y a aussi destruction des substances qui sont nécessaires à la formation des pigments.

Miss Wheldale (2) a récemment exposé une nouvelle manière de concevoir les processus chimiques qui aboutissent à la formation de l'anthocyane. La théorie qu'elle émet est la suivante :

(1) Palladine et Iraklionoff. — La peroxydase et les pigments respiratoires chez les plantes (*Revue générale de Botanique*. T. XXIII, pp. 225-247. 1911).

(2) M. Wheldale. — On the formation of anthocyanin (*Journal of genetics*. Vol. I, N° 2, pp. 133-158. 1911).

1° Les pigments anthocyaniques sont les produits d'oxydation de chromogènes incolores de nature aromatique, qui existent, à l'état de glucosides, dans les tissus susceptibles de se pigmenter.

2° La formation du pigment anthocyanique comporte donc au moins deux réactions successives :

α. Dédoublement d'un glucoside par une diastase hydrolysante ; le glucoside fixe une molécule d'eau et se décompose en une molécule de chromogène aromatique et une molécule de sucre. Cette première réaction est réversible, et peut-être le ferment qui opère l'hydrolyse du glucoside peut-il aussi en effectuer la synthèse quand le chromogène et le sucre libres se trouvent accumulés en trop grande quantité dans les cellules :

$$\text{Glucoside} + \text{eau} \rightleftarrows \text{chromogène} + \text{sucre.}$$

β. Oxydation, par un ferment oxydant, du chromogène mis en liberté dans la réaction précédente. Le chromogène oxydé constitue le pigment anthocyanique :

$$\text{Chromogène} + O = \text{Anthocyanine.}$$

Miss Wheldale fait remarquer que la théorie qu'elle propose est tout à fait hypothétique, et qu'en l'établissant elle a surtout voulu réunir en un plan général un certain nombre de faits isolés. Elle invoque à l'appui de son hypothèse les faits suivants :

1° L'ensemble de réactions du type de celui que propose l'auteur est très répandu dans le règne végétal; exemples : formation de l'indigotine (hydrolyse de l'indican, suivie de l'oxydation de l'indoxyle formé) ; formation des pigments qui apparaissent après la mort de certaines plantes ou dans l'autolyse de certains organes en présence du chloroforme (d'après Palladine, hydrolyse d'un prochromogène, suivie de l'oxydation du chromogène formé).

2° La théorie de l'auteur concorde avec certains résultats obtenus dans l'étude de la répartition de l'anthocyane dans les divers tissus.

3° Les recherches de Waage (1) et de Büsgen (2) montrent

(1) T. Waage. — *Ber. d. Deutsch. botan. Ges.* 8.
(2) Busgen. — *Chem. Centralb.* 1890 et 1894.

que les substances aromatiques peuvent prendre naissance aux dépens des sucres; il se peut donc que lorsque les sucres s'accumulent dans les cellules, sous une influence quelconque, cette accumulation aboutisse à la formation de chromogènes aromatiques, lesquels, s'accumulant peu à peu à leur tour, forment avec les sucres non encore transformés en chromogènes des glucosides aromatiques, suivant la première réaction proposée :

Chromogène + sucre → glucoside + eau.

L'accumulation des sucres serait ainsi accompagnée d'une accumulation de glucosides; mais cette dernière, augmentant peu à peu, déterminerait la réaction inverse de la précédente :

Glucoside + eau → chromogène + sucre.

Les chromogènes ainsi mis en liberté s'oxyderaient et donneraient naissance à l'anthocyanine, suivant la réaction :

Chromogène + O = Anthocyanine.

L'auteur arrive ainsi à montrer que, d'après sa théorie, la formation des pigments anthocyaniques devrait être accompagnée de l'accumulation des sucres et des glucosides, et elle fait remarquer que ces considérations sont en accord :

α. Avec les résultats obtenus par Kraus (1), qui montrent que, dans les feuilles automnales rouges ainsi que dans les feuilles ayant rougi grâce à un éclairement intense, la teneur en substances aromatiques est plus élevée que dans les feuilles vertes normales.

β. Avec les résultats de mes recherches (2) qui montrent que, dans les feuilles rougissant sous l'influence d'une lumière intense, sous l'influence des froids de l'automne, et sous l'influence de la décortication annulaire des rameaux, la formation du pigment rouge est accompagnée d'une accumulation importante de glucosides et de sucres.

4° L'auteur a mis en évidence, chez un grand nombre de plantes à anthocyane, des ferments hydrolysants et des ferments oxydants susceptibles de produire les deux réactions proposées dans sa théorie.

(1) G. Kraus. — Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffs. Leipzig, 1889.

(2) R. Combes. — *Loc. cit.*

5° L'hypothèse de Miss Wheldale prévoit que l'accumulation des sucres doit déterminer la formation des pigments anthocyaniques. Or, les recherches d'Overton, Katić, Molliard, Palladine, ont précisément montré que lorsqu'on nourrit des végétaux ou des parties de végétaux avec une solution sucrée, les pigments anthocyaniques apparaissent, tandis qu'ils ne se forment pas lorsque les organes absorbent seulement de l'eau ou une solution saline dépourvue de sucres. Chez certaines espèces, où il existe déjà une pigmentation peu accentuée, cette pigmentation devient beaucoup plus intense lorsqu'on emploie le milieu sucré.

Mais l'accumulation des sucres dans les tissus sera d'autant plus rapide que la formation de l'amidon sera plus difficile dans ces mêmes tissus. Or, Miss Wheldale a fait un grand nombre d'expériences en vue d'étudier les relations qui peuvent exister entre l'apparition de l'anthocyane et la facilité de formation de l'amidon chez des feuilles nourries avec une solution sucrée. Il résulte clairement de ces expériences, portant sur un grand nombre d'espèces végétales, que les feuilles qui deviennent rouges sont celles qui forment le plus difficilement de l'amidon, soit dans les conditions normales, soit aux dépens du sucre du milieu.

A la condition que l'on conserve à la manière de voir de Miss Wheldale sa nature hypothétique, il est permis de penser que la théorie émise par cet auteur peut avoir une influence heureuse sur l'orientation des recherches. Mais cette théorie ne pourra être considérée comme représentant la réalité que lorsqu'on aura montré qu'un composé glucosidique défini, extrait d'une plante donnée, peut fournir, après hydrolyse effectuée par un ferment isolé de la même plante, un chromogène également défini, qui lui-même est susceptible de donner naissance, après oxydation effectuée à l'aide d'un ferment oxydant extrait de la plante, à un pigment anthocyanique ayant la même constitution que le pigment qui se forme naturellement dans la plante étudiée.

En somme, la théorie proposée par Miss Wheldale pour expliquer la formation des pigments anthocyaniques est à peu près semblable à celle qui a été proposée par Palladine pour

expliquer la formation de l'ensemble des pigments respiratoires. Les glucosides aromatiques de Miss Wheldale sont comparables aux prochromogènes de Palladine, et les chromogènes de l'auteur anglais correspondent aux chromogènes du physiologiste russe. Or, on sait que Palladine comprend les anthocyanes dans ses pigments respiratoires; les deux théories seraient donc identiques pour le fond si Miss Wheldale admettait ce dernier point; mais il n'en est rien, et c'est là, je crois, la seule différence importante existant entre les opinions des deux auteurs sur ce sujet. Miss Wheldale n'admet pas que les pigments anthocyaniques puissent être rangés parmi les pigments respiratoires de Palladine. Le principal argument qu'elle oppose à la conception de ce dernier auteur est l'existence de variétés albinos d'un nombre considérable d'espèces, variétés dont les représentants sont robustes, bien développés, et qui ne paraissent par conséquent pas souffrir de l'absence de pigment dans leurs tissus (1).

A mon avis, cet argument est discutable; je ne veux me prononcer ni en faveur de l'opinion de Miss Wheldale ni en faveur de celle de Palladine, car je pense, comme Viktor Grafe (2), que les faits mis en évidence jusqu'ici sont insuffisants pour qu'il soit possible de solutionner actuellement cette question; mais on peut du moins critiquer la valeur des arguments émis en faveur de l'une ou de l'autre des deux opinions, et dans ce sens je me permettrai de faire une remarque.

En plaçant les anthocyanes parmi les pigments qui prennent naissance dans l'oxydation des corps qu'il a appelés des chromogènes, je ne crois pas que Palladine ait voulu dire que tous les chromogènes végétaux donnent naissance à des anthocyanes; bon nombre de plantes ne produisent pas de pigments anthocyaniques, et on ne peut admettre que les phénomènes d'oxy-

(1) M. Wheldale. — *Loc. cit.*, p. 150. — « The strongest argument against « Palladin's hypothesis is the existence of well-developed albino varieties of « an almost innumerable number of species. »

(2) Viktor Grafe. — Studien über das Anthokyan (III. Mitteilung). (Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissensch. in Wien. Mathem.-naturw. Klasse; Bd. CXX. Abt. I, p. 38. 1911). L'important Mémoire de Grafe étant relatif à la partie chimique de la question de l'anthocyane, je me réserve de le résumer ultérieurement, en rendant compte de mes recherches chimiques sur la formation des pigments rouges.

dation et de réduction ne se produisent pas dans leurs tissus. Je crois que, pour Palladine, tous les végétaux renferment des chromogènes ou des prochromogènes respiratoires ; chez certaines espèces, ces chromogènes ont une constitution telle que lorsque certaines conditions sont réunies dans la cellule vivante, ils subissent une modification qui aboutit à leur transformation en composés colorés ; dans d'autres espèces, cette transformation ne s'observe jamais, soit à cause de la constitution particulière des chromogènes que contiennent ces plantes, soit parce que les conditions nécessaires à cette transformation ne peuvent être réunies dans les cellules ; quoi qu'il en soit, pour Palladine, tous ces chromogènes interviennent au même titre dans les processus d'oxydation qui se produisent dans les tissus. Par conséquent, je ne crois pas que l'on puisse se baser sur ce que les pigments anthocyaniques ne se trouvent pas répartis dans toutes les variétés d'une espèce donnée pour dire que ces substances ne peuvent être comptées parmi celles qui jouent un rôle important dans la respiration des tissus ; on peut en effet admettre, ou bien que toutes les conditions nécessaires à la fixation des chromogènes à l'état oxydé peuvent être réunies dans la cellule, mais que les chromogènes respiratoires des espèces albinos ont une constitution un peu différente de celle des chromogènes des espèces colorées, et que, à cause de cette constitution particulière, les produits d'oxydation de ces chromogènes ne sont pas teintés de vives couleurs ; ou bien que les chromogènes respiratoires des espèces albinos donnent des produits d'oxydation colorés comme ceux des espèces pigmentées, mais que toutes les conditions nécessaires à la fixation des chromogènes à l'état oxydé ne peuvent jamais ou ne peuvent qu'exceptionnellement être réunies dans la cellule. La coloration des produits d'oxydation des chromogènes dans la cellule vivante peut donc ne pas avoir lieu dans beaucoup de cas ; cela ne prouve pas que les chromogènes non oxydés et les chromogènes oxydés et non colorés ne jouent pas un rôle aussi important que les chromogènes oxydés et colorés dans la physiologie des végétaux. Mais, encore une fois, je ne veux pas, par cette critique de l'argument proposé par Miss Wheldale, montrer que l'opinion de Palladine doit prévaloir sur celle de

Miss Wheldale ; je veux seulement faire remarquer que l'on ne doit pas accorder une importance définitive à cet argument ; l'observation que j'ai formulée plus haut, après avoir résumé le Mémoire de Palladine relatif à la synergine, montre bien que je suis loin d'admettre cette question comme susceptible d'être résolue actuellement.

En étudiant la variation et la conservation, dans des générations successives, du caractère de la pigmentation chez les *Œnothera*, Reginald R. Gates (1) a été amené à faire plusieurs remarques sur la formation de l'anthocyane. R. Gates pense qu'on ne peut admettre, ainsi que Miss Wheldale le propose, que l'absence d'anthocyane chez des variétés non pigmentées appartenant à une espèce qui renferme des variétés pigmentées, puisse être expliquée par l'absence complète, chez la variété non pigmentée, d'un des facteurs indispensables à la formation du pigment, ou par le fait que l'un de ces facteurs est devenu latent, ou encore par la présence, dans la variété incolore, d'un inhibiteur qui n'existerait pas dans la variété pigmentée. En se basant sur les résultats qu'il a obtenus dans l'étude de la variation, au cours de générations successives, du caractère de la pigmentation, particulièrement chez l'*Œnothera rubrinervis*, R. Gates pense qu'il ne faut pas faire intervenir, pour expliquer la formation de l'anthocyane ou l'absence de pigment anthocyanique, la *présence* ou l'*absence* de facteurs quelconques dans les variétés colorées ou les variétés non colorées. Pour lui, toutes les substances qui se trouvent dans les individus pigmentés existent aussi dans les individus non pigmentés, et c'est seulement la *quantité* de ces substances qui intervient pour régler le phénomène de la pigmentation ; c'est seulement lorsque ces substances se trouvent dans des proportions convenables que l'anthocyane se forme. R. Gates fait remarquer que l'explication basée sur l'absence totale, chez les variétés non pigmentées, d'un facteur quelconque nécessaire à la formation de l'anthocyane, ne concorde pas avec ce fait que, chez certains individus à fleurs

(1) Reginald R. Gates. — The material basis of Mendelian phenomena (*The American Naturalist*. Vol. XLIV. 1910). Studies on the variability and heritability of pigmentation in Œnothera (*Zeitschrift für induktivê Abstammungs- und Vererbungslehre*. B. IV. H. 5, 1911).

blanches, apparaissent parfois, après un temps plus ou moins long de culture sans variation, des fleurs ou des pétales pigmentés.

Chartier et Colin (1) ont constaté la présence d'un pigment anthocyanique à l'extrémité des jeunes racines de certaines espèces de Crassulacées. Ces auteurs ont effectué plusieurs expériences en vue de préciser quelques points relatifs à la formation de l'anthocyane dans ces organes. Ils ont pu ainsi mettre en évidence les faits suivants :

1° Lorsque les plantules se développent à l'obscurité complète, l'anthocyane apparaît encore dans les jeunes racines, mais en quantité un peu plus faible que lorsque la germination et le développement ont lieu à la lumière.

2° L'addition de glucose dans le milieu où les graines germent n'augmente pas la production d'anthocyane à l'extrémité des racines, que la germination s'effectue à la lumière ou qu'elle ait lieu à l'obscurité.

3° L'anthocyane des Crassulacées doit être placée, dans la classification de Weigert, à côté de l'anthocyane de Vigne ; sa teinte rose vire au rouge vif sous l'influence de l'acide chlorhydrique, au vert en présence des alcalis. Ce pigment forme une combinaison bisulfitique jaunâtre, décomposable par l'acide sulfurique ainsi que par divers oxydants.

J. Friedel (2), faisant développer à l'obscurité de jeunes plantules ou des boutures de diverses variétés de végétaux à feuillage rouge, a constaté que ces plantes sont capables de produire du pigment rouge à l'obscurité la plus complète qu'il ait pu réaliser. Ces faits confirment donc les résultats rappelés plus haut, obtenus par Katić, d'une part, et par Chartier et Colin, d'autre part.

A. Czartkowski (3) a fait développer des tiges de *Tradescantia viridis* dans des solutions de différents sucres, de glycérine,

(1) Chartier et Colin. — Sur l'anthocyane des plantules de Crassulacées (*Revue générale de Botanique*, t. XXIII, pp. 264-266, 1911).

(2) J. Friedel. — De l'action exercée sur la végétation par une obscurité plus complète que l'obscurité courante des laboratoires (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, t. CLIII, p. 825, 1911).

(3) A. Czartkowski. — Einflutz des Phloroglucins auf die Enstehung des Anthokyans bei *Tradescantia viridis* (*Sitzber. d. Warschauer Ges. d. Wiss.*, I, pp. 23-30, 1911).

de divers phénols et de phlorizine, dans le but de rechercher quelle influence peuvent avoir ces substances sur la formation des pigments rouges. Il a constaté que le glucose et le saccharose favorisent la formation de l'anthocyane. En employant des solutions sucrées de concentrations diverses, variant entre 0,01 p. 100 et 3 p. 100, Czartkowski a reconnu que la matière colorante se forme en quantité d'autant plus grande que les tiges se développent dans une solution plus concentrée en sucre. Ce premier résultat vient s'ajouter aux nombreuses constatations analogues faites par Overton, Palladine, Molliard, Katić, etc.. Mais les recherches de Czartkowski mettent d'autre part en évidence un fait nouveau qui présente un intérêt notable au point de vue de la formation de l'anthocyane : la phloroglucine et la phlorizine favorisent la formation des pigments rouges ; le rougissement se produit plus vite dans une solution renfermant en même temps du glucose et de la phloroglucine que dans une solution renfermant seulement du glucose ou seulement de la phloroglucine. D'après Czartkowski, ces résultats, qui montrent qu'un phénol ou un glucoside ajoutés en même temps qu'un sucre au milieu dans lequel se développe une tige feuillée activent la pigmentation, confirment ce qui a été dit relativement à la nature de glucoside phénolique attribuée à l'anthocyane.

Politis (1) a étudié la formation de l'anthocyane dans les pétales des fleurs du *Billbergia nutans* Wendl.. Il a constaté l'existence, dans les cellules colorées ou susceptibles de se colorer, de corpuscules qui jouent un rôle important dans le phénomène de la pigmentation et auxquels il donne le nom de *cyanoplastes*. L'auteur a fait l'étude microchimique de ces corpuscules, et il a suivi leur développement dans le but de préciser leur signification biologique.

Il a, d'autre part, constaté l'existence de cyanoplastes analogues à ceux du *Billbergia*, dans les fruits du *Convallaria japonica* et dans les fleurs d'un certain nombre d'espèces appartenant à des familles différentes.

Politis tire des faits mis en évidence dans ses recherches les

(1) Politis. — Sopra speciali corpi cellulari che formano antocianine (*Atti della reale accademia dei Lincei*. Roma. Vol. XX, pp. 828-834, 1911).

conclusions suivantes, relatives à la formation des pigments anthocyaniques.

Dans les organes sur lesquels a porté son étude, l'anthocyane se forme sur place ; elle ne se constitue pas dans les vacuoles et ne provient pas de substances préexistantes dissoutes dans le suc cellulaire. Elle prend naissance dans un organe spécial, le cyanoplaste.

Le cyanoplaste se constitue dans le protoplasma ; il ne renferme pas de substances protéiques. Il présente une enveloppe dont la constitution chimique n'a pu être déterminée, à l'intérieur de laquelle se trouvent des composés de nature tannique.

L'anthocyane semble dériver de substances tanniques puisque ces dernières existent dans le cyanoplaste où l'anthocyane prendra naissance.

Certains composés entrant dans la constitution de l'enveloppe du cyanoplaste paraissent se transformer aussi en anthocyane.

Les agents extérieurs peuvent suspendre la transformation en anthocyane des substances existant dans le cyanoplaste ; ce dernier reste alors incolore.

Le cyanoplaste présente un développement déterminé ; à la fin de son développement, il dégénère, et son pigment se répand dans la cavité cellulaire.

Dans le cyanoplaste, et par conséquent avant d'avoir subi l'influence du suc cellulaire, la couleur de l'anthocyane peut être rouge, violette ou bleue. L'auteur en conclut qu'il ne faut pas considérer tous les pigments, rouges, violets et bleus, comme constitués par un seul composé dont la couleur varie suivant le degré d'acidité du suc cellulaire. Les résultats de ses recherches, ainsi que ceux de diverses études chimiques effectuées par plusieurs auteurs, permettent d'affirmer que les anthocyanes sont différentes entre elles.

Quant aux observations relatives à la formation de pigments rouges dans les feuilles de tiges décortiquées, elles sont assez peu nombreuses. En passant en revue les divers travaux qui les mentionnent, je citerai également ceux dans lesquels il est question de la formation d'anthocyane déterminée par des

blessures diverses, parce que ces cas de pigmentation se rapprochent de celui qui nous intéresse ici.

En 1889, G. Kraus (1) observe que, lorsqu'on opère une décortication annulaire de la tige chez le *Cornus alba*, les feuilles se colorent en rouge.

Les expériences par lesquelles Armand Gautier (2) cherchait à démontrer que les pigments des fruits se forment dans les feuilles ne sont autres choses que des exemples de production expérimentale de pigment anthocyanique déterminée par la décortication annulaire des pétioles. Je vais rappeler en quoi consistaient ces expériences.

Considérant la rapidité avec laquelle l'enveloppe des raisins appartenant à une espèce à fruits rouges passe de la couleur verte à la couleur rouge lorsque le fruit est arrivé à un développement presque complet, A. Gautier pensa que le « pigment « qui apparaît ainsi dans l'enveloppe du grain émigre de la « feuille où il existerait à l'état de composés aldéhydiques ou « catéchines, pour venir se fixer et s'oxyder dans la pellicule « du grain ». Il entreprit plusieurs expériences en vue de résoudre cette question.

1° Parmi un certain nombre de pieds de vigne vigoureux et portant des fruits verts prêts à mûrir, certains furent complètement privés de leurs feuilles, les autres continuèrent à se développer normalement et servirent de témoins. Dix jours après l'expérience, chez les pieds effeuillés, les fruits se sont arrêtés dans l'état de développement où ils se trouvaient au moment de l'effeuillage et ne se sont pas colorés en rouge. L'auteur croit pouvoir conclure de ces premiers résultats que c'est dans le parenchyme des feuilles que se produisent les principes destinés à colorer les fruits.

2° Sur un cep portant des raisins verts prêts à mûrir, la circulation dans l'écorce et le liber fut supprimée dans tous les pétioles, soit en liant fortement ces organes avec une ficelle sur un point quelconque de leur longueur, soit en enlevant sur

(1) G. Kraus. — Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffs. Leipzig, 1889.

(2) A. Gautier. — Sur l'origine des matières colorantes de la vigne ; sur les acides ampélochroïques et la coloration automnale des végétaux (*C. R. Ac. Sc.*, t. CXIV, pp. 623-629, 1892).

ces pétioles une bague annulaire de deux millimètres de hauteur entamant l'écorce et le parenchyme libérien, soit encore en écrasant ou en pinçant modérément les pétioles. Dans ces conditions les fruits restent verts, et les feuilles, surtout chez les cépages riches en couleur, prennent peu à peu une teinte rouge écarlate ou un ton bronzé. L'auteur conclut de ces nouveaux résultats que l'opération subie par les pétioles a arrêté dans les feuilles le chromogène inconnu qui normalement aurait émigré dans la pellicule du grain ; ce chromogène, restant dans le parenchyme foliaire, s'y est oxydé et coloré peu à peu.

Les résultats obtenus dans les expériences entreprises par A. Gautier semblent insuffisants pour motiver les conclusions que l'auteur en a tirées. Je ne veux pas entreprendre de faire ici la critique de ces recherches. Je me contenterai, pour éclairer la question, de rapprocher des expériences de Gautier celles qui ont été entreprises par Ravaz (1).

L. Ravaz a greffé des variétés de vigne à raisins blancs sur des variétés à raisins très colorés. Dès leur apparition, les grappes des greffons ont été enlevées, ainsi que les feuilles des sujets ; les raisins des sujets appartenant à la variété à fruits rouges ont donc été exclusivement alimentés par les feuilles des greffons appartenant à la variété à fruits blancs. Dans ces conditions, chaque année, bien que les feuilles des greffons ne produisent pas de matière colorante, les raisins sujets se sont colorés et ont pris les caractères des fruits de la variété colorée.

Ravaz conclut de ces résultats qu'on ne doit pas admettre que la matière colorante prend naissance dans les feuilles et passe des feuilles dans le fruit ; il pense que, quelle que soit la nature des feuilles qui le nourrissent, le fruit élabore lui-même la matière colorante qu'il renferme. A mon avis, les conclusions tirées par Ravaz de ses résultats ne sont pas tout à fait indiscutables, et je pense que de nouvelles expériences seraient nécessaires pour résoudre nettement le problème ; mais toutefois elles constituent déjà une sérieuse objection aux déductions hypothétiques d'Armand Gautier.

(1) L. Ravaz. — Recherches sur l'influence spécifique réciproque du sujet et du greffon chez la Vigne (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CL, p. 712, 1910).

J'ai donc cité ici les expériences de ce dernier auteur, non pas à cause des conclusions qu'il en a tirées, mais seulement parce qu'elles constituent des exemples de production expérimentale d'anthocyane déterminée dans des feuilles par la décortication annulaire des pétioles.

D'autres auteurs ont observé la formation de pigment rouge dans les feuilles, à la suite de décortications ou de blessures diverses faites sur les tiges, sur les pétioles ou sur les feuilles elles-mêmes. Wiesner (1), Polacci, Linsbauer (2), ont signalé différents exemples de pigmentation déterminée de cette manière. H. Molisch (3) observe la formation rapide d'un pigment rouge lorsqu'on blesse la feuille du *Schenckia Blumenaviana*.

Daniel (4) mentionne plusieurs fois des cas de pigmentation des feuilles déterminée à la suite de la décortication annulaire des tiges. Après avoir fait des décortications annulaires sur la tige d'un grand nombre de variétés de *Brassica oleracea*, l'auteur observe que, « au bout de quelques jours, les feuilles les « plus rapprochées de la plaie changent de coloration, rougis- « sent plus ou moins. Le pigment qui produit cette coloration « est situé dans l'épiderme, à la face inférieure de la feuille. Il « est au contraire contenu dans la première assise de cellules « palissadiques du parenchyme à la face supérieure de la feuille « et l'épiderme en est alors dépourvu.

« Le rougissement des feuilles et de la tige varie d'ailleurs « beaucoup suivant les variétés opérées...

« Au rougissement a fait suite un jaunissement progressif « qui a envahi les feuilles les plus voisines de la plaie qui ont « fini par tomber... »

Daniel pense que la production du pigment rouge, dans les feuilles des plantes décortiquées, ou dans celles des plantes

(1) Wiesner. — Einige Beobachtungen über Gerb- und Farbstoffe der Blumenblätter (*Bot. Zeit.* 1862).

(2) Linsbauer. — Einige Bemerkungen über Anthocyanbildung (*Œsterreichische Bot. Zeit.* Ll. 1901).

(3) H. Molisch. — Ueber ein neues, einen carminroten Farbstoff erzeugendes Chromogen bei *Schenckia blumenaviana* K. Sch. (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* Bd. XIX. Heft. 3. 1901).

(4) L. Daniel. — L'incision annulaire du Chou (*Bulletin de la Société scientifique et médicale de l'Ouest.* T. X, p. 7, 1901).

greffées (1), peut être déterminée par deux causes différentes : soit par la dessiccation des tissus, soit par l'accumulation d'eau dans ces mêmes tissus. L. Daniel n'a d'ailleurs pas porté ses recherches d'une manière spéciale sur ce changement de la couleur des feuilles. Il a seulement observé cette modification, et s'est efforcé de l'expliquer en tenant compte de l'ensemble des transformations que la décortication annulaire détermine dans les échanges de substances qui s'effectuent entre les divers organes des plantes, ainsi qu'entre ces organes et le milieu extérieur. Il n'a pas cherché à définir, d'une manière précise, le mécanisme du rougissement, cette question n'étant pas comprise dans le cadre des recherches qu'il entreprenait.

Mirande (2) mentionne que, lorsque l'*Eurrhipara urticata* attaque la feuille du *Galeopsis Tetrahit*, il ronge les tissus vers le milieu du pétiole foliaire et à la face inférieure de ce pétiole; il détermine ainsi une petite entaille qui sectionne l'écorce et une partie des faisceaux libéro-ligneux; sous l'influence de cette blessure, insuffisante à amener la mort de la feuille, cette dernière ne tarde pas à se colorer en rouge violacé. L'auteur ajoute qu'on peut provoquer le même phénomène au moyen d'une blessure artificielle au canif ou simplement à l'ongle.

Miss Wheldale (3) a observé que des décortications annulaires faites sur la tige du *Ribes Grossularia* ou sur celle d'un *Salix* déterminent la formation d'un pigment rouge dans les feuilles de ces plantes.

Palladine (4) a montré récemment que les blessures faites sur les bulbes, les pédoncules et les feuilles de l'*Amaryllis*

(1) L. Daniel. — La théorie des capacités fonctionnelles et ses conséquences en agriculture. Rennes, pp. 216 et 217, 1902. L'auteur a observé que, pendant une longue période de pluie, des *Physalis* greffés sur Piments, des *Solanum* et des *Physalis* greffés sur Tomate et sur Tabac, se coloraient en rouge ; cette coloration disparaissait dès qu'une période de beau temps survenait.

(2) M. Mirande. — Sur un cas de formation d'anthocyanine sous l'influence d'une morsure d'Insecte (*Eurrhipara urticata* L.) (*C. R. A. S.* T. CXLIII, p. 413, 1906).

(3) M. Wheldale. — *Loc. cit.*, p. 148, 1911.

(4) W. Palladin. — Die Bildung roten Pigments an Wundstellen bei *Amaryllis vittata* (*Bericht. der. Deuts. Bot. Gesell.* Band. XXIX, Heft 3, pp. 132-137, 1911).

vittata, déterminent dans les tissus blessés la formation d'un pigment rouge.

Cette coloration de tissus blessés, ou d'organes isolés en partie du reste de la plante par la décortication annulaire ou par toute autre cause est extrêmement fréquente chez les végétaux. Beaucoup de botanistes l'on notée, et, en dehors des cas de décortication annulaire accidentelle dont j'ai parlé dans une précédente Note, j'ai moi-même très souvent rencontré, au cours d'herborisations faites dans les environs de Paris ou dans les prairies des Alpes, des plantes appartenant à différentes espèces végétales, chez lesquelles une ou plusieurs feuilles avaient rougi, soit parce que la tige, le pétiole, ou une partie quelconque de la feuille avait été brisé en partie, de telle sorte que la région isolée n'était plus reliée au reste de la plante que par une petite portion de tissu, soit parce que la tige, le pétiole, ou la feuille avait été blessé par un parasite ou par tout autre agent. Il n'est pas rare de trouver également des feuilles ayant été pliées de telle sorte que les échanges de substances sont devenus difficiles entre les deux parties séparées par le pli ; dans ces conditions, on observe très souvent la formation de pigment anthocyanique dans la région isolée en partie du reste de la plante.

Tous ces cas de rougissement dus à des traumatismes peuvent être rapprochés de la pigmentation déterminée par la décortication annulaire des tiges. Dans tous ces cas, la sève brute parvient difficilement aux tissus qui se pigmentent, et les substances qui se constituent dans ces tissus ne peuvent se répandre que difficilement dans le reste de la plante.

En résumé, on voit que plusieurs auteurs ont observé ce phénomène de la formation de pigments anthocyaniques chez les feuilles de rameaux ayant subi la décortication annulaire, ou se trouvant dans des conditions susceptibles d'être rapprochées de celles qui sont réalisées dans ce cas. Cet exemple de pigmentation n'a pas été étudié en détail, et les renseignements qui ont été fournis sur la marche du phénomène, ainsi que sur les transformations chimiques qui accompagnent l'apparition du pigment rouge, sont peu nombreux.

Je vais exposer dans quelles conditions ont été faites les expériences que j'ai entreprises en vue d'étudier ce cas de formation de pigment anthocyanique. J'indiquerai quels sont les résultats qui ont été obtenus dans ces expériences, ainsi que dans l'étude de divers points relatifs à cette question. Je rappellerai en outre certains résultats déjà publiés, concernant les transformations chimiques qui accompagnent la production du pigment dans ces conditions, et nous verrons s'il est possible de déduire de cet ensemble de résultats une explication de l'apparition du pigment rouge dans les feuilles des rameaux décortiqués.

III. — Modifications provoquées dans la couleur et dans la forme des organes végétatifs par la décortication annulaire des rameaux.

J'ai effectué en 1909, à divers moments de l'année, un certain nombre de décortications annulaires sur les jeunes rameaux de différents arbustes du Laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau. Je vais indiquer quelles ont été les modifications provoquées par ces décortications dans les feuilles des régions situées au-dessus des points décortiqués.

Les espèces sur lesquelles les expériences ont été faites sont : *Spiræa Reevesiana* Lindl., *S. hypericifolia* Linn., *S. opulifolia* Linn., *S. salicifolia* Linn. (variété *Billardi* Hort., à fleurs rouges), *S. salicifolia* Linn. (forme à fleurs blanches), *Mahonia aquifolium* Nutt., *Prunus Pissardi* Hort., *Rhodotypos kerrioides* Sieb. et Zucc., *Robinia pseudacacia* Linn., *Catalpa bignonioides* Walt., *Ceanothus azureus* Desf., *Pinus excelsa* Wall. (1).

Une première série de décortications annulaires a été faite le 15 mai 1909, chez chacune de ces plantes, sur trois rameaux appartenant à un même pied. Les rameaux sur lesquels les décortications ont été faites étaient âgés d'un an ou de deux ans au plus.

L'anneau d'écorce était enlevé vers la moitié ou vers le tiers inférieur du rameau; la hauteur de l'anneau enlevé variait

(1) M. E. Griffon, professeur à l'École nationale d'agriculture de Grignon, et M. Pinelle, professeur à l'École d'arboriculture de Saint-Mandé, ont bien voulu me fournir sur ces plantes tous les renseignements qui m'étaient nécessaires ; je leur adresse ici mes bien sincères remerciements.

entre 4 et 7 millimètres. Dans aucun cas le bourrelet supérieur et le bourrelet inférieur formés à la suite de la décortication, ne se sont soudés pendant le temps qu'ont duré les observations.

Les décortications étaient pratiquées de manière à enlever la totalité de l'écorce et du liber sans endommager le bois. Dans ce but, deux entailles transversales et circulaires étaient faites dans l'écorce à une distance l'une de l'autre variant entre 4 et 7 millimètres ; ces entailles étaient faites avec un scalpel, et de manière que l'instrument, n'allant pas jusqu'au bois, ne sectionnât que l'écorce et une partie du liber. Une entaille parallèle à l'axe du rameau était ensuite pratiquée entre les deux entailles transversales, et de manière à réunir ces deux dernières. Cette entaille longitudinale était faite avec beaucoup de soin et de manière que la totalité de l'écorce et du liber fût sectionnée sans que le bois eût été endommagé. L'un des bords de la plaie était alors saisi en son milieu à l'aide d'une pince et soulevé légèrement, en même temps qu'à l'aide du scalpel on complétait les deux entailles circulaires supérieure et inférieure au niveau desquelles l'assise libérienne n'avait pas été sectionnée dans toute son épaisseur. En opérant dans ces conditions, le bois était mis à découvert d'une manière complète en tous les points de l'anneau décortiqué, et le scalpel, sectionnant des tissus déjà séparés du bois par la traction au moyen de la pince, ne risquait pas d'entamer le tissu ligneux.

Les espèces sur lesquelles ont porté les expériences avaient d'ailleurs été choisies parmi celles chez lesquelles la décortication des rameaux, pratiquée comme il vient d'être indiqué, est particulièrement facile à effectuer.

Une deuxième série de décortications a été faite le 16 juin chez les mêmes espèces, dans les mêmes conditions, mais sur des individus différents. Une troisième série a été faite le 19 juillet ; une quatrième, le 20 août ; et une cinquième, entre le 28 septembre et le 2 octobre.

Les modifications apportées par la décortication, chez les différents individus expérimentés, ont été observées depuis le moment où la décortication a été faite jusqu'à la fin de la période végétative, en novembre. Je ne reproduirai pas ici les résultats de toutes ces observations ; d'ailleurs, parmi les espèces étudiées,

plusieurs présentèrent des modifications identiques; je m'occuperai donc seulement des espèces qui ont donné des résultats différents et je grouperai autour de chacun de ces types, les autres plantes étudiées.

Spiræa Reevesiana. — *Décortications annulaires faites le 15 mai, au moment où les feuilles sont complètement développées.* — Deux mois après les décortications, le 18 juillet, il n'existe encore chez les trois rameaux décortiqués aucune différence sensible entre les feuilles des régions supérieures et celles des régions inférieures aux décortications; deux bourrelets se sont formés de part et d'autre des points décortiqués, le bourrelet supérieur étant un peu plus gros que le bourrelet inférieur.

Le 19 août, les feuilles de la région supérieure des rameaux décortiqués sont plus jaunes que celles des rameaux normaux, et celles qui sont le plus rapprochées de la région décortiquée commencent à rougir; le pigment apparaît à peu près uniformément sur toute la surface de la feuille.

Le 27 septembre, toutes les feuilles des parties supérieures des rameaux expérimentés sont rouges, tandis que toutes celles qui sont insérées sur les mêmes rameaux, au-dessous des points décortiqués, ont conservé leur teinte normale.

Les résultats obtenus dans cette première expérience confirment donc les résultats d'observations exposés dans ma première Note. L'hypothèse que je formulais, et suivant laquelle la décortication annulaire déterminerait le rougissement des feuilles insérées sur la partie supérieure des rameaux décortiqués, prend donc la valeur d'un fait expérimental. Ces résultats confirment également ceux qui ont été indiqués par Kraus, Daniel, Wheldale, etc.

Décortications annulaires faites le 16 juin. — Deux mois après les décortications, le 19 août, aucune modification n'est constatée dans l'aspect des feuilles. Le 27 septembre, les feuilles des régions supérieures aux points décortiqués sont rouges, tandis que celles des régions inférieures ont conservé leur teinte normale.

Décortications faites le 19 juillet. — Dans les observations faites le 19 août et le 27 septembre, aucune différence sensible n'est remarquée entre les feuilles des rameaux expérimentés et

les feuilles normales. Le 21 octobre, les feuilles supérieures ont rougi.

Décortications faites le 20 août et le 28 septembre. — Les rameaux observés le 27 septembre, le 21 octobre et le 6 novembre, ne présentent, dans leurs feuilles, aucune différence de teinte sensible entre les régions supérieures et les régions inférieures aux décortications.

Il résulte donc des expériences faites sur le *Spiræa Reevesiana* que les décortications annulaires pratiquées sur les rameaux jeunes au moment où la végétation est en pleine activité (15 mai, 16 juin, 19 juillet) déterminent l'apparition de pigments rouges anthocyaniques dans les feuilles insérées au-dessus des points décortiqués, tandis que les feuilles qui se trouvent au-dessous de ces points conservent leur couleur normale. Le rougissement est assez lent à se produire; il n'a lieu qu'environ trois mois après que la décortication a été faite; il est précédé d'un jaunissement des feuilles, et il subsiste jusqu'à la fin de la période végétative; les feuilles sont encore rouges lorsqu'elles tombent en automne.

Les décortications faites lorsque l'activité végétative se ralentit (20 août et 28 septembre) ne déterminent ni le jaunissement, ni, par conséquent, le rougissement des feuilles supérieures aux décortications.

Spiræa opulifolia. — *Décortications annulaires faites le 15 mai, au moment où les feuilles sont complètement développées.* — Vingt jours après les décortications, le 4 juin, les pétioles des feuilles insérées au-dessus des décortications sont déjà plus rouges que ceux des feuilles situées au-dessous de ces dernières, lesquels sont semblables à ceux des feuilles normales.

Environ un mois après l'opération, le 12 juin, les feuilles inférieures sont normales; mais l'anthocyane apparaît dans les feuilles supérieures en commençant par celles qui sont le plus voisines de la décortication. Le rougissement débute par la périphérie des organes, tandis que le reste jaunit; la bande rouge qui borde ainsi les feuilles est d'autant plus importante que ces feuilles sont plus voisines du point décortiqué. Au-dessus de ce point, les pétioles, ainsi que les jeunes rameaux, se sont très fortement colorés en rouge, surtout dans leur région la plus

éclairée. Le bourrelet qui s'est constitué au-dessus du point décortiqué est plus volumineux que le bourrelet inférieur.

Le 18 juillet, le rougissement des feuilles supérieures a augmenté très notablement ; les feuilles rouges sont plus rigides et paraissent plus épaisses que les organes normaux, leurs bords sont repliés, elles sont plus lourdes que les feuilles des rameaux non expérimentés, et les rameaux qui les portent sont légèrement inclinés vers le sol.

Le 19 août, le rougissement des feuilles est au même point que le 18 juillet ; la formation du pigment rouge s'est arrêtée.

Le 21 octobre, les feuilles qui étaient encore rouges en août ont perdu leur pigment anthocyanique et sont devenues jaunes. A ce moment, les feuilles des parties supérieures des rameaux décortiqués commencent à tomber ; celles qui sont le plus voisines des points décortiqués tombent les premières, tandis que les feuilles inférieures de ces rameaux, ainsi que les feuilles des rameaux normaux, ne tombent que beaucoup plus tard.

Décortications faites le 19 juillet. — Le 19 août, les feuilles supérieures sont jaunes avec des bords rouges. Le rougissement continue dans la suite, et ces feuilles tombent encore rouges à la fin du mois d'octobre, avant les feuilles normales.

Décortications faites le 20 août et le 28 septembre. — Les feuilles supérieures rougissent très rapidement, et tombent avant les feuilles inférieures et les feuilles normales. Les rameaux décortiqués le 28 septembre rougissent beaucoup plus vite et prennent une teinte beaucoup plus intense que ceux qui ont été décortiqués plus tôt.

Ces expériences montrent que les modifications provoquées par la décortication annulaire chez le *Spiræa opulifolia* diffèrent par plusieurs points de celles qui ont été observées chez le *Spiræa Reevesiana*. Chez ces deux plantes, la décortication annulaire provoque la formation de pigments rouges dans les feuilles situées au-dessus des points décortiqués, mais le phénomène est beaucoup plus rapide chez le *Spiræa opulifolia* que chez le *Spiræa Reevesiana ;* de plus, le pigment commence à se former surtout à la périphérie des feuilles dans la première espèce, tandis qu'il apparaît uniformément sur toute la surface du limbe dans la seconde.

D'autre part, tandis que le pigment subsiste dans les feuilles du *S. Reevesiana* jusqu'à la fin de la période végétative, dans les feuilles du *S. opulifolia* il disparaît peu à peu au bout d'un certain temps si la décortication a été faite aussitôt après le développement complet des feuilles. Enfin, non seulement le rougissement des feuilles est provoqué par la décortication des rameaux chez le *S. opulifolia*, même lorsque cette décortication est faite à la fin de la période de végétation, mais encore le rougissement est plus rapide lorsque la décortication a été faite à la fin de la période végétative que lorsqu'elle a été faite plus tôt.

Mahonia aquifolium. — *Décortications faites le 16 juin.* — Le 18 juillet, vingt et un jours après l'opération, le rougissement des feuilles supérieures est déjà très net. Contrairement à ce qui se produit chez le *Spiræa opulifolia*, le pigment apparaît tout d'abord au niveau des nervures et s'étend ensuite peu à peu dans tout le limbe. D'autre part, chez le *Mahonia*, le pigment rouge se forme dans les feuilles restées vertes; le rougissement n'est pas précédé d'un jaunissement sensible.

Le 19 août, toutes les feuilles qui se trouvent au-dessus des points décortiqués sont très fortement colorées en rouge, tandis que les feuilles insérées au-dessous de ces points sont restées vertes comme les feuilles normales.

Le 28 septembre, ainsi que le 21 octobre, les feuilles rouges ont conservé leur teinte. On sait que chez le *Mahonia aquifolium* les feuilles ne tombent pas en automne; celles qui ont rougi à la suite de décortications annulaires, aussi bien que les feuilles normales qui ont rougi dès l'arrivée des froids de l'automne, sont restées sur les rameaux à la fin de la période végétative.

Décortications faites le 19 juillet. — Le rougissement des feuilles supérieures à la décortication est déjà très avancé le 19 août; il est extrêmement intense le 21 octobre.

Décortications faites le 20 août. — Les feuilles supérieures sont très fortement colorées en rouge le 6 novembre.

Décortications faites le 28 septembre. — Le rougissement des feuilles supérieures s'est produit comme dans les expériences précédentes; le 3 novembre, ces feuilles sont rouges, tandis que les organes normaux sont encore verts.

Par conséquent, chez le *Mahonia*, comme dans les deux espèces précédentes, la décortication annulaire provoque le rougissement des feuilles situées au-dessus des points décortiqués, mais, chez cette plante, l'apparition du pigment rouge n'est pas précédée d'un jaunissement sensible de la feuille. Comme chez le *Spiræa opulifolia*, la formation du pigment anthocyanique est très rapide; elle est déjà très avancée 20 jours après que la décortication a été pratiquée. Mais, tandis que dans cette dernière espèce le pigment apparaît tout d'abord à la périphérie des feuilles, chez le *Mahonia* il se forme d'abord au niveau des nervures. Le pigment formé subsiste, comme chez le *Spiræa Reevesiana*, jusqu'à la fin de la période active de végétation. Enfin, le rougissement des feuilles du *Mahonia* se produit toujours à la suite de décortications, quelle que soit l'époque de l'année à laquelle ces dernières sont faites.

Les modifications qui se produisent dans les feuilles du *Spiræa hypericifolia* à la suite de décortications annulaires sont à peu près semblables à celles qui ont lieu chez le *Mahonia*; elles n'en diffèrent que par les points suivants :

Le rougissement des feuilles supérieures est toujours précédé d'un jaunissement très net ; il apparaît d'une manière uniforme sur toute la surface du limbe et non d'abord au niveau des nervures ; enfin, en automne, les feuilles rouges tombent avant les feuilles normales.

Rhodotypos kerrioides. — *Décortications faites le 15 mai, lorsque les feuilles n'ont pas acquis leur complet développement.* — Deux mois après la décortication, le 18 juillet, les rameaux décortiqués sont moins développés que les rameaux normaux ; les feuilles des premiers sont aussi plus petites que les feuilles normales, elles ont pris une teinte jaune mais ne renferment pas d'anthocyane.

Le 28 septembre, les différences entre les rameaux décortiqués et les rameaux normaux sont à peu près les mêmes qu'en juillet ; les feuilles des premiers sont jaunes, très rigides, fortement incurvées, la concavité étant tournée vers le bas, et sans aucune trace de pigment rouge, tandis que celles des seconds sont vertes, planes, et plus molles. Les régions supérieures des rameaux décortiqués diffèrent des régions inférieures

des mêmes organes, ainsi que des rameaux normaux, par leur épaisseur plus grande, et surtout par la plus grande proportion des lenticelles réparties sur leur surface. Cette plus grande abondance de lenticelles est extrêmement nette, non seulement sur la partie supérieure de la tige décortiquée, mais encore sur les ramifications de cette tige. Les rameaux secondaires insérés sur le rameau expérimenté présentent en effet beaucoup plus de lenticelles que les ramifications correspondantes normales. Cette plus grande proportion des lenticelles sur les rameaux, au-dessus des points décortiqués, a été constatée chez la plupart des espèces étudiées, mais elle était particulièrement nette dans le *Rhodotypos*.

Décortications faites le 16 juin, le 19 juillet, le 20 août, et le 28 septembre. — Les observations portant sur les rameaux normaux et sur les rameaux décortiqués, faites le 18 juillet, le 19 août, le 21 octobre et le 6 novembre, n'ont fait que confirmer les résultats ci-dessus. Dans tous les cas, la décortication annulaire a provoqué le jaunissement des feuilles insérées au-dessus des points décortiqués ; ce changement de couleur devenait sensible de 15 à 20 jours après la décortication. Jamais aucune feuille n'a présenté de pigments anthocyaniques rouges ou violets. La seule remarque intéressante qui puisse être faite est la suivante :

Les feuilles insérées au-dessus des décortications, sur les rameaux opérés le 20 août et le 28 septembre, observées le 6 novembre au moment où les feuilles normales sont en train de jaunir, présentent une face supérieure plus verte que la face inférieure et plus verte également que la face supérieure des feuilles normales. Par conséquent, chez le *Rhodotypos*, les feuilles des rameaux décortiqués perdent bien une partie de leur chlorophylle peu de temps après la décortication ; mais, en automne, elles conservent le pigment qu'elles contiennent encore, pendant plus longtemps que les feuilles normales.

Robinia pseudacacia. — Les phénomènes qui se produisent chez le *Robinia*, à la suite de la décortication annulaire des rameaux, sont à peu près semblables à ceux qui viennent d'être indiqués pour le *Rhodotypos* : jaunissement, incurvation et très grande rigidité des feuilles peu de temps après la décor-

tication ; jamais de formation d'anthocyane ; épaisseur des rameaux plus grande au-dessus des points décortiqués qu'au-dessous de ces points ; proportion de lenticelles beaucoup plus grande dans les parties supérieures des rameaux décortiqués que dans les régions inférieures et que dans les rameaux normaux. Il a été impossible de voir si la disparition totale de la chlorophylle avait lieu chez les feuilles des parties supérieures des rameaux décortiqués avant ou après le jaunissement complet des feuilles normales, car les premières sont tombées un mois avant les secondes et avant d'avoir complètement jauni.

Les décortications opérées sur le *Robinia* m'ont permis d'observer un fait particulier à cette espèce : c'est le développement considérable que prennent les épines au-dessus des points décortiqués. Dans ces régions, les épines sont beaucoup plus longues que celles qui se trouvent dans les parties des rameaux situées au-dessous des points décortiqués, et que celles qui sont insérées sur des rameaux normaux de même diamètre. Ce fait est à rapprocher de ceux qui ont été observés par Lothelier (1) dans ses recherches expérimentales sur l'influence exercée par l'air sec, l'air normal et l'air humide, sur le développement des épines et des aiguillons. Lothelier constate que l'air sec favorise la formation des piquants ; or, l'air sec agit évidemment en concentrant le suc des cellules ; c'est à ce résultat qu'aboutit également la décortication annulaire des rameaux. Il est intéressant de constater que deux modes d'expérimentation très différents : culture en air sec, et pratique de décortications annulaires sur les rameaux, produisant une action de même ordre sur le contenu cellulaire, déterminent des modifications identiques dans la morphologie des plantes.

Pinus excelsa. — Chez le *Pinus excelsa*, les décortications ont provoqué un léger jaunissement des aiguilles, qui n'est devenu sensible que deux mois après les opérations.

Ceanothus azureus. — Les décortications faites sur les rameaux de cette plante ont déterminé des modifications analogues à celles qui ont été décrites pour le *Rhodotypos*. La

(1) Lothelier. — Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les tiges et les feuilles des plantes à piquants. (Thèse Doctorat ès sciences, 1893.)

seule différence existant entre ces deux espèces au point de vue des modifications déterminées par la décortication annulaire est l'apparition, dans le *Ceanothus*, de quantités notables d'anthocyane sur les tiges. Au-dessus des points décortiqués, chez cette dernière plante, les feuilles jaunissent peu de temps après que la décortication a été faite, mais jamais on n'observe d'anthocyane dans le limbe ; par contre, les tiges et les pétioles, qui normalement sont légèrement colorés en rouge, se trouvent très fortement colorés par le pigment anthocyanique au-dessus des régions décortiquées. Par conséquent, chez cette plante, la décortication n'a pu faire apparaître de pigment rouge dans les limbes foliaires, mais elle a déterminé la formation active de ce colorant dans les tiges et les pétioles.

Ce qui vient d'être dit pour le *Ceanothus* peut être répété pour le *Catalpa bignonioides*. Dans les régions supérieures des rameaux décortiqués, les feuilles jaunissent après la décortication ; les limbes ne renferment pas de pigment anthocyanique, mais les pétioles sont beaucoup plus colorés en rouge que les pétioles normaux.

Prunus Pissardi. — Des décortications annulaires ont été faites sur les rameaux du *Prunus Pissardi*, dont les feuilles sont normalement rouges. Un mois après les décortications, aucune différence n'est observée entre les rameaux opérés et les rameaux normaux. Deux mois après, les feuilles des premiers se distinguent par leur incurvation très nette et par leur rigidité, mais leur teinte rouge est la même que celle des feuilles normales. Trois mois après les décortications, les feuilles insérées au-dessus des points décortiqués se différencient très nettement des feuilles normales par leur couleur ; tandis que les premières sont d'un rouge vif, les secondes sont colorées en rouge violacé.

Spiræa salicifolia. — Plusieurs séries de décortications ont été faites comparativement, d'une part, sur des *Spiræa salicifolia* à fleurs rouges, d'autre part, sur des *Spiræa salicifolia* à fleurs blanches, pour rechercher s'il existait une relation entre le pigment qui peut se former dans les organes végétatifs et celui qui se trouve dans les fleurs.

Le tableau suivant résume les résultats obtenus :

DATE des décortications.	*Spiræa salicifolia* à fleurs rouges.	*Spiræa salicifolia* à fleurs blanches.
19 juillet.	Le 19 août : les feuilles supérieures ont commencé à jaunir. Le 28 sept. : elles sont très fortement colorées en rouge. Le 21 oct. : elles sont encore très fortement colorées en rouge.	Le 19 août : les feuilles supérieures ont commencé à jaunir. Le 28 sept. : elles sont très jaunes, mais ne présentent aucune trace d'anthocyane. Le 21 oct. : elles sont encore très jaunes ; pas d'anthocyane.
20 août.	Le 28 sept. : les feuilles supérieures ont commencé à jaunir. Le 21 oct. : elles sont très fortement colorées en rouge. Le 3 nov. : elles sont encore très rouges.	Le 28 sept. : les feuilles supérieures sont jaunes; pas d'anthocyane. Le 21 oct. : pas d'anthocyane. Le 3 nov. : pas d'anthocyane.
28 sept.	Le 21 oct. : les feuilles supérieures ont jauni et présentent des régions colorées en rouge, surtout à la périphérie. Le 3 nov. : elles sont complètement rouges.	Le 21 oct. : les feuilles supérieures sont jaunes; pas d'anthocyane. Le 3 nov. : pas d'anthocyane.

Il résulte des ces expériences que la décortication annulaire provoque, dans les feuilles du *Spiræa salicifolia* à fleurs rouges, la formation de pigments anthocyaniques, tandis que la même opération, effectuée sur la variété à fleurs blanches, ne détermine que le jaunissement des feuilles sans qu'il y ait production d'anthocyane. Ce résultat m'a paru particulièrement intéressant, car il montre qu'il existe, chez les végétaux, une relation très étroite entre la formation des pigments anthocyaniques dans les organes végétatifs, et la formation des mêmes pigments dans les fleurs.

IV. — Modifications provoquées dans la composition chimique des feuilles par la décortication annulaire des rameaux.

Pour compléter les indications obtenues dans les expériences dont il vient d'être question, j'ai entrepris une série de recherches dans le but de préciser, autant qu'il était possible, quelles sont les principales modifications déterminées par la décortication annulaire des rameaux dans la composition

chimique des feuilles. Je vais exposer les résultats relatifs à cette seconde partie de mes recherches.

D'une part, dans les feuilles rouges des rameaux décortiqués, et, d'autre part, dans les feuilles vertes des rameaux normaux récoltés sur les mêmes individus, j'ai fait les déterminations suivantes :

1° Teneur en substances minérales, en substances organiques, et en eau.

2° Teneur en sucres, en dextrines, en glucosides, en hydrates de carbone insolubles et facilement hydrolysables.

3° Nature et intensité des échanges gazeux à la lumière et à l'obscurité. Cette partie comprend l'étude des échanges gazeux à la lumière, celle des échanges gazeux à l'obscurité (respiration), celle des échanges gazeux dus à l'assimilation chlorophyllienne, et enfin la mesure de l'oxygène fixé ou perdu par les tissus pendant le jour et pendant la nuit.

Certaines de ces recherches ont déjà été publiées, il me suffira donc d'en résumer les résultats.

1° *Détermination de la teneur en substances minérales, en substances organiques et en eau, dans les feuilles rouges des rameaux décortiqués et dans les feuilles vertes des rameaux normaux.*

Les feuilles rouges et les feuilles vertes ont été récoltées le même jour et à la même heure, sur les mêmes individus, mais les unes sur des rameaux décortiqués et les autres sur des rameaux normaux.

Le poids frais de chaque lot de feuilles a été déterminé immédiatement après la récolte.

Les feuilles de chacun des lots étaient ensuite divisées en petits fragments, introduites dans des flacons à tare, et laissées à l'étuve à 105° jusqu'à ce que leur poids restât sensiblement constant. Le poids de la substance sèche contenue dans les feuilles étudiées était alors déterminé. La teneur en eau était obtenue par différence entre le poids frais et le poids sec.

Les feuilles de chaque lot étaient ensuite soumises à la calcination en présence d'un courant très lent d'oxygène, et à la plus basse température possible ; la calcination était poussée jusqu'à obtention de cendres blanches. La détermination du

poids de ces cendres rendait compte approximativement de la teneur des feuilles en substances minérales. La teneur de ces feuilles en substances organiques était obtenue par différence entre le poids de la matière sèche et celui des cendres.

En outre des déterminations faites sur les feuilles rouges et sur les feuilles vertes des plantes à feuilles ayant rougi à la suite des décortications annulaires (*Spiræa Reevesiana*, *Spiræa opulifolia*, *Mahonia aquifolium*), j'ai également fait des déterminations semblables sur les feuilles non rouges de rameaux décortiqués et sur les feuilles vertes de rameaux normaux, chez des plantes à feuilles ne rougissant pas à la suite de la décortication annulaire des rameaux (*Rhodotypos kerrioides*, *Pinus excelsa*, *Catalpa bignonioides*), de manière à pouvoir comparer les modifications provoquées par les décortications, chez les plantes à feuilles susceptibles de rougir, et chez les plantes à feuilles non susceptibles de rougir.

Les résultats obtenus dans cette partie de mes recherches sont résumés dans le tableau ci-dessous (pages 40 et 41).

Il résulte de ces déterminations que :

1° D'une manière générale, la quantité de substance sèche contenue dans les feuilles placées au-dessus des points décortiqués est plus élevée que celle qui se trouve dans les feuilles normales. Le contraire n'a été constaté que dans le cas où la décortication a été faite avant que les feuilles aient atteint leur complet développement (*Rhodotypos kerrioides* décortiqué le 15 mai), ou bien encore lorsque la décortication a été faite à la fin de la période végétative (*Spiræa opulifolia* décortiqué le 28 septembre ; *Mahonia* décortiqué en octobre ; *Rhodotypos* décortiqué en septembre).

Le poids sec plus élevé dans les feuilles supérieures des rameaux décortiqués, chez les individus où la décortication a été faite après le complet développement des feuilles et avant le début de leur dépérissement, est le résultat de l'arrêt d'émigration des substances élaborées dans les feuilles. Lecomte (1) et la plupart des auteurs qui se sont occupés de la décortication annulaire ont en effet constaté que les feuilles des

(1) Lecomte. — Effets produits par la décortication annulaire des arbres (*Journal de Botanique*, p. 266, 1887).

rameaux décortiqués sont plus rigides et plus épaisses que les feuilles normales.

Quand la décortication a été pratiquée sur les tiges avant le complet développement des feuilles, ces dernières se trouvent arrêtées dans leur croissance et n'acquièrent jamais leur développement normal au cours de la période végétative ; aussi constatons-nous que, sur les tiges décortiquées dans ces conditions, les feuilles ont un poids sec inférieur à celui des feuilles normales.

Chez les feuilles provenant de rameaux décortiqués tardivement, le poids sec est moindre que chez les feuilles normales ; c'est là un résultat qu'il me paraît difficile d'expliquer ; je me contente de signaler le fait, en faisant toutefois remarquer qu'il semble être assez général, puisque sur quatre plantes décortiquées tardivement, trois ont présenté ce même phénomène ; seul, le *Pinus*, qui doit d'ailleurs être placé un peu à part à cause de la constitution de ses feuilles, a fait exception.

2° La quantité de cendres entrant dans la composition d'un nombre déterminé de feuilles provenant des régions supérieures des rameaux décortiqués est tantôt plus élevée (*Spiræa Reevesiana*, *Pinus excelsa*, *Catalpa bignonioides*), tantôt moins élevée (*Spiræa opulifolia*, *Mahonia*, *Rhodotypos*) que dans un même nombre de feuilles normales.

3° Dans la plupart des cas, la teneur des feuilles en substances organiques (rapportée à 100 grammes d'organes frais), est plus élevée dans les feuilles des rameaux décortiqués que dans celles des rameaux normaux. Parmi les nombreux cas étudiés, deux seulement ont présenté le phénomène contraire (*Spiræa Reevesiana* décortiqué en mai, et *Mahonia* décortiqué en septembre).

4° La teneur en cendres (rapportée à 100 grammes de feuilles fraîches) est généralement moins élevée dans les feuilles des rameaux décortiqués que dans les feuilles normales.

5° En général, la teneur en eau est moins élevée dans les feuilles des rameaux décortiqués que dans les feuilles normales. Dans trois cas seulement j'ai constaté le phénomène contraire.

Dans ses recherches relatives à la décortication annulaire des

NOM DE LA PLANTE.	FEUILLES ÉTUDIÉES.	NOMBRE de feuilles.
Spiræa Reevesiana.....	Feuilles vertes de rameaux normaux.	20
	— rouges — décortiqués.	20
Spiræa opulifolia.....	Feuilles vertes de rameaux normaux.	10
	— rouges — décortiqués.	10
	— vertes — normaux.	10
	— rouges — décortiqués.	10
	— vertes — normaux.	10
	— rouges — décortiqués.	10
	— vertes — normaux.	10
	— rouges — décortiqués.	10
Mahonia aquifolium.....	Feuilles vertes de rameaux normaux.	5
	— rouges — décortiqués.	5
	— vertes — normaux.	5
	— rouges — décortiqués.	5
	— vertes — normaux.	5
	— rouges — décortiqués.	5
Rhodotypos kerrioides....	Feuilles de rameaux normaux.	20
	— — décortiqués.	20
	— — normaux.	20
	— — décortiqués.	20
	— — normaux.	10
	— — décortiqués.	10
	— — normaux.	10
	— — décortiqués.	10
	— — normaux.	10
	— — décortiqués.	10
Pinus excelsa.....	Aiguilles de rameaux normaux.	100
	— — décortiqués.	100
	— — normaux.	100
	— — décortiqués.	100
	— — normaux.	100
	— — décortiqués.	100
Catalpa bignonioides.....	Feuilles de rameaux normaux.	5
	— — décortiqués.	5

DATE de la décortication.	DATE de la récolte.	TEMPS de l'expérience.	POIDS FRAIS.	POIDS SEC.	CENDRES.	Pour 100 grammes de substance fraîche. SUBSTANCES organiques.	MATIÈRES minérales.	EAU.
	27 sept.		0,962	0,486	0,032	47,2	3,3	49,5
15 mai	—	136 jours	1,198	0,561	0,039	43,6	3,2	53,2
	21 juillet		9,250	2,998	0,303	29,2	3,2	67,6
15 mai	—	68 jours	9,098	4,018	0,150	42,5	1,6	55,9
	21 oct.		5,844	1,812	0,181	27,9	3,1	69,0
15 mai	—	160 jours	6,636	2,675	0,104	38,8	1,5	59,7
	7 nov.		7,694	2,499	0,364	27,7	4,7	67,6
20 août	—	79 jours	10,319	3,967	0,398	34,6	3,8	61,6
	8 nov.		9,884	3,414	0,360	30,9	3,6	65,5
28 sept.	—	41 jours	8,427	3,174	0,299	34,1	3,5	62,4
	23 oct.		0,922	0,357	0,014	37,2	1,5	61,3
16 juin	—	129 jours	1,093	0,532	0,012	47,5	1,1	51,4
	28 oct.		0,725	0,423	0,014	56,4	1,9	41,7
19 juillet	—	101 jours	0,984	0,541	0,011	53,8	1,1	45,1
	8 nov.		1,191	0,527	0,017	43,4	0,8	55,8
2 oct.	—	37 jours	0,989	0,444	0,011	43,8	1,1	55,1
	28 sept.		13,297	4,333	0,505	28,8	3,7	67,5
15 mai	—	137 jours	8,367	3,262	0,229	36,2	2,7	61,1
	23 oct.		6,397	2,332	0,333	31,2	5,2	63,6
16 juin	—	129 jours	8,654	3,049	0,244	32,4	2,8	64,8
	28 oct.		4,773	1,542	0,192	28,3	4,0	67,7
19 juillet	—	101 jours	6,233	2,380	0,201	34,9	3,2	61,9
	7 nov.		3,807	1,025	0,102	24,2	2,6	73,2
20 août	—	79 jours	4,776	1,907	0,148	36,8	3,1	60,1
	8 nov.		7,982	2,325	0,282	25,6	3,5	70,9
28 sept.	—	41 jours	7,018	2,279	0,220	29,3	3,1	67,6
	23 oct.		2,459	0,996	0,032	39,2	1,3	59,5
16 juin	—	129 jours	3,845	1,713	0,038	43,6	0,9	55,5
	28 oct.		2,857	0,972	0,040	32,6	1,4	66,0
19 juillet	—	101 jours	3,315	1,397	0,042	40,9	1,2	57,9
	7 nov.		5,343	2,077	0,068	37,6	1,2	61,2
20 août	—	79 jours	5,490	2,282	0,070	40,3	1,2	58,5
	28 oct.		29,084	6,109	0,297	20,0	1,0	79,0
19 juillet	—	101 jours	31,575	9,275	0,308	28,4	0,9	70,7

arbres. Leclerc du Sablon (1) a également constaté que, dans les feuilles, la proportion d'eau est généralement moindre pour les arbres décortiqués que pour les arbres témoins.

La déshydratation qui se produit le plus souvent dans les feuilles supérieures des rameaux décortiqués doit être très probablement rapportée à plusieurs causes différentes, mais je crois que l'une des principales est la présence, dans les vaisseaux ligneux des rameaux décortiqués, de thylles qui prennent naissance peu de temps après que la décortication a été pratiquée. Trécul (2), Lecomte (3) ont signalé ces formations dans les tiges décortiquées, Daniel (4) a étudié en détail leur répartition ; l'étude anatomique des rameaux sur lesquels j'avais pratiqué des décortications m'a permis de constater leur présence dans tous les individus que j'ai examinés.

Dans ses travaux relatifs à la décortication annulaire des tiges, Daniel (5) expose son opinion sur les variations qui se produisent dans la teneur en eau des différentes parties d'un rameau décortiqué, à la suite de la décortication annulaire. Je ne rappellerai ici que la partie des conclusions de ce physiologiste qui est relative à la variation de la teneur en eau dans les régions des rameaux situées au-dessus des points décortiqués.

Pour cet auteur, les organes partiellement séparés du reste de la plante au moyen d'une décortication annulaire traversent trois phases différentes après que cette opération a été pratiquée.

Première phase : Immédiatement après l'incision, la partie supérieure des rameaux décortiqués éprouve une déshydratation par suite de la quantité d'eau perdue au niveau de l'inci-

(1) Leclerc du Sablon. — Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres (Deuxième Mémoire) (*Revue générale de Botanique*, t. XVIII, pp. 82-96, 1906).

(2) Trécul. — *Annales des Sciences naturelles*, 3e série, t. XIX et t. XX ; 4e série, t. III.

(3) Lecomte. — *Loc. cit.*

(4) L. Daniel. — Sur la formation des thylles à la suite de la décortication annulaire et du greffage (*Revue Bretonne de Botanique pure et appliquée*. N° 1, 1906).

(5) L. Daniel. — Physiologie appliquée à l'arboriculture (*Bulletin de la Société scientifique et médicale de l'Ouest*, t. XL, N° 1, 1902).

sion. Puis la transpiration dans les rameaux feuillés est diminuée, parce que les feuilles se replient, perdent leur chlorophylle, puis tombent. En même temps, l'incision se cicatrise et la perte d'eau à ce niveau cesse de ce fait. La teneur en eau revient donc ainsi à son état normal. Pendant cette première phase, les feuilles subissent une dessiccation très forte, immédiatement après que la décortication a été faite, puis cet état de déshydratation diminue peu à peu et la teneur en eau tend à redevenir normale.

Deuxième phase : La transpiration devenant de plus en plus faible, et la sève brute continuant à arriver dans les parties situées au-dessus des points décortiqués, tandis que la sève élaborée ne peut émigrer de ces régions vers celles qui sont situées au-dessous des points décortiqués, la première phase, qui est une phase de dessiccation, fait place à une seconde phase, qui est une phase d'humidité.

Troisième phase : Le bourrelet supérieur de l'incision annulaire s'unit au bourrelet inférieur ; la communication entre les écorces et les libers se rétablit entre la partie supérieure au point incisé et la partie inférieure ; toutefois la partie supérieure reste un peu plus riche en eau qu'elle ne l'est normalement.

Daniel pense que les choses se passent ainsi lorsque l'air ambiant est sec.

Lorsque l'air est humide ou alternativement sec et humide, la première phase correspond à un état de dessiccation peu accentué, la seconde et la troisième sont représentées au contraire par un état d'hydratation très notable.

Dans mes expériences, la troisième phase ne peut être constatée, puisque dans aucun cas les bourrelets de l'incision ne se sont réunis. Par conséquent, si la manière de voir de L. Daniel est susceptible d'être appliquée aux plantes sur lesquelles j'ai expérimenté, et aux conditions dans lesquelles j'ai opéré, mes déterminations relatives à la teneur en eau des feuilles de rameaux décortiqués et des feuilles de rameaux normaux doivent mettre en évidence :

1° une plus forte proportion d'eau chez les feuilles témoins que chez les feuilles de rameaux décortiqués récoltées peu de temps après que l'incision a été faite :

2° une plus faible proportion d'eau, chez les feuilles témoins que chez les feuilles de rameaux décortiqués récoltées longtemps après que l'incision a été faite.

Les résultats réunis dans le tableau ci-dessous expriment en grammes la différence existant entre la quantité d'eau contenue dans 100 grammes de feuilles fraîches récoltées sur des rameaux décortiqués et celle qui est contenue dans 100 grammes de feuilles fraîches récoltées, en même temps que les précédentes, sur des rameaux normaux. Ces résultats sont précédés du signe — quand ils expriment une infériorité dans la teneur en eau pour les feuilles provenant de rameaux décortiqués ; ils sont précédés du signe + quand ils expriment une supériorité dans la teneur en eau pour ces mêmes feuilles. En face de chacun de ces résultats, se trouve exprimé, en jours, le temps qui s'est écoulé entre le jour où a été faite la décortication annulaire de la tige et celui où les feuilles ont été récoltées pour la détermination de la teneur en eau.

NOMS DES PLANTES.	TEMPS ÉCOULÉ entre la décortication et la récolte.	DIFFÉRENCE dans la teneur en eau.
Spiræa Reevesiana	136 jours	+ 3,7
Spiræa opulifolia.....	41 —	— 3,1
	68 —	— 11,7
	79 —	— 6,0
	160 —	— 9,3
Mahonia aquifolium.....	37 —	— 0,7
	101 —	+ 3,4
	129 —	— 9,9
Rhodotypos kerrioides.....	41 —	— 3,3
	79 —	—13,1
	101 —	— 5,8
	129 —	+ 1,2
	137 —	— 6,4
Pinus excelsa.....	79 —	— 2.7
	101 —	— 8,1
	129 —	— 4,0
Catalpa bignonioides.....	101 —	— 8,3

On voit, d'après ce tableau, que la variation de l'eau dans les feuilles des rameaux décortiqués ne semble pas suivre une loi

simple. Sur les 17 séries de feuilles étudiées, 14 renferment des feuilles de rameaux décortiqués moins hydratées que les feuilles témoins, et 3 seulement renferment des feuilles de rameaux décortiqués plus riches en eau que les feuilles normales. La dessiccation est souvent plus intense chez les feuilles récoltées quatre ou cinq mois après la décortication que chez celles qui sont récoltées un mois après l'opération.

Par conséquent, je ne retrouve pas dans mes expériences la variation de la teneur en eau qu'indique L. Daniel. On ne constate pas non plus cette variation dans les expériences faites par Leclerc du Sablon (1).

La manière de voir exposée par L. Daniel résulte de nombreuses expériences de décortications annulaires, mais dont la plupart ont été faites sur des plantes herbacées ; peut-être, chez ces plantes, la variation de l'eau s'effectue-t-elle suivant le mécanisme indiqué par ce physiologiste, mais, chez les plantes ligneuses, je pense que la teneur en eau des feuilles insérées sur la partie supérieure des rameaux décortiqués est influencée par des causes trop nombreuses et trop variables pour qu'il soit possible d'établir une règle de variation (2). Toutefois, il faut certainement ajouter aux divers facteurs indiqués par Daniel comme jouant un rôle dans les variations de la teneur en eau dans les parties de rameaux situées au-dessus des incisions annulaires, la production de thylles dans les vaisseaux du bois au niveau des points décortiqués, ces thylles constituant une entrave à l'ascension de la sève brute dans la plante.

2° *Recherches sur les modifications apportées par la décorti-*

(1) Leclerc du Sablon. — *Loc. cit.*, p. 88.

(2) J'ai demandé à M. L. Daniel quelle était son opinion sur les différences existant entre ses résultats et les miens ; je cite ci-dessous une partie de l'une des lettres qu'il a bien voulu m'adresser à ce sujet :

« Nous avons opéré dans des conditions différentes, et c'est peut-être à cela que sont dues les différences de résultats...

« Mes décortications annulaires ont été faites sur des plantes herbacées, à moelle abondante, et cette moelle peut jouer un rôle de suppléance dans la conduction, ce qui n'a pas lieu au même degré dans le cas des arbres. Quoi qu'il en soit, j'ai constaté, dans les Choux, les Aubergines, etc., la mort par pourriture de la partie située au-dessus des décortications, quand les pluies arrivent, surtout à l'arrière-saison. »

cation annulaire des rameaux dans la teneur des feuilles en composés hydrocarbonés. — J'ai fait connaître les résultats que j'ai obtenus en étudiant comparativement la teneur en sucres, en dextrines, en glucosides, et en hydrates de carbone insolubles, dans les feuilles du *Spiræa paniculata* ayant rougi à la suite de la décortication annulaire des rameaux, et dans les feuilles normales de la même plante (1). Je rappellerai seulement ici les conclusions de cette partie de mes recherches.

Dans les feuilles chez lesquelles l'anthocyane s'est développée à la suite d'une décortication annulaire de la tige, les sucres et les glucosides sont en beaucoup plus grande quantité que dans les feuilles vertes normales; par contre, ces dernières renferment plus de dextrines.

La teneur en hydrates de carbone insolubles, chez les feuilles rouges de rameaux décortiqués, est deux fois et demie plus grande que dans les feuilles vertes de rameaux témoins.

Enfin, si l'on considère l'ensemble des composés hydrocarbonés, on voit qu'il y a, dans les feuilles ayant rougi à la suite de la décortication de la tige, une accumulation considérable de ces substances. Cette dernière partie de mes résultats concorde avec ceux qui ont été obtenus par Leclerc du Sablon (2). Dans les expériences de décortications annulaires qu'il fit sur des *Pirus*, *Cydonia* et *Evonymus*, cet auteur ne constata pas la formation de pigments rouges dans les feuilles, il remarqua seulement que les parties aériennes des arbres décortiqués diffèrent surtout de celles des arbres témoins par une coloration verte moins intense des feuilles. Quoi qu'il en soit, Leclerc du Sablon remarqua que la quantité des composés hydrocarbonés totaux contenus dans les feuilles d'arbres décortiqués est beaucoup plus grande que celle qui se trouve dans les feuilles des arbres témoins.

3° *Détermination des variations apportées par la décortication annulaire des rameaux dans les échanges gazeux des feuilles.* — Ces

(1) R. Combes. — Rapports entre les composés hydrocarbonés et la formation de l'anthocyane (*Annales des Sciences naturelles*, 9e série, t. IX, pp. 275-303, 1909).

(2) Leclerc du Sablon. — *Loc. cit.*

recherches ont été faites comparativement sur des feuilles rouges provenant de rameaux décortiqués de *Spiræa prunifolia* et de *Mahonia aquifolium*, et sur des feuilles vertes récoltées sur les rameaux normaux des mêmes plantes.

Les principaux résultats obtenus dans ces recherches sont les suivants (1) :

L'intensité des échanges respiratoires est plus faible chez les feuilles rouges des rameaux décortiqués que chez les feuilles vertes normales.

L'assimilation chlorophyllienne est également moins intense dans les feuilles rouges des rameaux incisés que dans les feuilles vertes des rameaux témoins ; chez le *Spiræa* notamment, l'anhydride carbonique dégagé dans le phénomène respiratoire n'est même pas assimilé en totalité, et les feuilles rouges dégagent donc du gaz carbonique à la lumière. Ces résultats confirment l'hypothèse formulée en 1906 par Leclerc du Sablon (2) ; comme nous l'avons dit plus haut, ce physiologiste n'a pas obtenu de formation de pigment rouge dans les plantes sur lesquelles il a opéré, il a seulement constaté que les feuilles de rameaux décortiqués sont moins vertes que les feuilles témoins. « Ce dernier fait, « dit-il, semble en contradiction avec la quantité considérable « de réserves accumulées dans les feuilles. Il n'en est rien cependant ; on peut très bien supposer que, dans les arbres décortiqués, la chlorophylle soit moins abondante et l'assimilation « moins intense, bien que les réserves existent en plus grande « proportion. On sait en effet que dans les plantes normales « les réserves élaborées dans les feuilles s'écoulent immédiatement vers la tige et les racines, ce qui ne peut avoir lieu « lorsque les racines sont isolées par une décortication. La « diminution de la chlorophylle indique même une sorte d'autorégulation de l'assimilation du carbone, la chlorophylle « diminuant lorsque les feuilles et les tiges sont saturées d'hydrates de carbone. Il serait intéressant de vérifier cette « manière de voir par la mesure directe des échanges gazeux ;

(1) R. Combes. — Les échanges gazeux des feuilles, pendant la formation et la destruction des pigments anthocyaniques (*Revue générale de Botanique*, t. XXII, p. 177, 1910).

(2) Leclerc du Sablon. — *Loc. cit.*, p. 86.

« on constaterait sans doute que l'assimilation est moins intense « dans les feuilles des arbres décortiqués que dans les arbres « témoins. »

Si on rapproche des résultats obtenus dans mes recherches sur les échanges gazeux le fait démontré depuis longtemps par Griffon (1) que l'existence d'anthocyane dans les feuilles n'influence pas directement l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne, on voit que ces résultats confirment entièrement l'hypothèse de Leclerc du Sablon.

Le rapport de l'anhydride carbonique dégagé à l'oxygène absorbé dans la respiration est beaucoup moins élevé chez les feuilles rouges que chez les feuilles vertes.

Le rapport de l'anhydride carbonique absorbé à l'oxygène dégagé dans l'assimilation est notablement plus élevé chez les feuilles rouges que chez les feuilles vertes.

Les échanges gazeux diurnes aboutissent à une accumulation d'oxygène dans les tissus des feuilles rouges provenant de rameaux décortiqués, tandis qu'il y a, au contraire, perte de ce même gaz chez les feuilles vertes des rameaux normaux.

Le résultat des échanges gazeux qui s'effectuent pendant la nuit, chez le *Spiræa*, est, dans les feuilles rouges, une fixation d'oxygène, et dans les feuilles vertes, une perte de ce même gaz. Pour le *Mahonia*, il y a perte d'oxygène dans les deux sortes de feuilles, mais la quantité de gaz perdu est cinq fois plus grande dans les organes verts que dans les organes rouges.

De cette nouvelle série de résultats, la conclusion la plus importante qui peut être dégagée est la suivante : la formation des pigments rouges, provoquée dans les feuilles par la décortication annulaire des rameaux, est accompagnée d'une augmentation d'intensité des phénomènes d'oxydation au sein des tissus dans lesquels elle a lieu.

V. — Résumé des résultats.

Les expériences que j'ai entreprises en vue d'étudier la production des pigments anthocyaniques dans les feuilles, chez les

(1) Ed. Griffon. — L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes (*Annales des Sciences naturelles, Bot.*, 8e série, t. X, 1899).

plantes dont les tiges ont subi une incision annulaire, m'ont conduit aux résultats suivants.

1° La décortication annulaire provoque la formation de pigments anthocyaniques dans les tiges, les pétioles et les feuilles de certaines espèces végétales. Le plus souvent, les organes situés au-dessus des points décortiqués se colorent seuls ; ceux qui se trouvent au-dessous restent normaux. L'apparition du pigment anthocyanique est généralement précédée du jaunissement des organes.

2° Les modifications apportées par la décortication annulaire des tiges dans la coloration des feuilles sont très différentes suivant les plantes sur lesquelles portent les expériences. En se plaçant à ce point de vue, on peut ramener à trois types les espèces végétales que j'ai étudiées dans ces recherches :

α. Celles chez lesquelles les pigments rouges sont apparus plus ou moins rapidement dans les tiges, les pétioles, et surtout dans les feuilles (*Spiræa Reevesiana*, *Spiræa opulifolia*, *Mahonia aquifolium*, *Spiræa hypericifolia*, *Prunus Pissardi*, *Spiræa salicifolia à fleurs rouges*).

β. Celles chez lesquelles les pigments rouges sont apparus plus ou moins rapidement dans les tiges et les pétioles seulement, mais non dans les feuilles (*Ceanothus azureus*, *Catalpa bignonioides*).

γ. Celles chez lesquelles les pigments rouges ne sont jamais apparus à la suite de la décortication (*Rhodotypos kerrioides*, *Robinia pseudacacia*, *Pinus excelsa*, *Spiræa salicifolia à fleurs blanches*).

3° Chez certaines espèces susceptibles de former de l'anthocyane, la production du pigment est très lente et n'a lieu que longtemps après l'époque de la décortication (*Spiræa Reevesiana*) ; les décortications faites à la fin de la période végétative ne peuvent alors provoquer de rougissement.

Chez d'autres espèces, la formation du pigment rouge est très rapide ; elle commence quinze à vingt jours après la date de la décortication (*Spiræa opulifolia*, *Mahonia aquifolium*, *Spiræa hypericifolia*, *Spiræa salicifolia à fleurs rouges*). Chez ces dernières espèces, le rougissement est plus rapide lorsque les décortications sont faites à la fin de la période végétative.

Lorsque la décortication est faite aussitôt après le complet développement des feuilles, chez certaines espèces à rougissement rapide (*Spiræa opulifolia*), le pigment rouge, après s'être accumulé dans les feuilles, disparaît peu à peu à la fin de l'été.

4° La décortication annulaire provoque dans les parties des rameaux situées au-dessus des points décortiqués, en même temps qu'un accroissement en diamètre beaucoup plus rapide que dans les régions inférieures aux décortications et que dans les rameaux normaux, un développement beaucoup plus considérable des lenticelles.

5° Lorsque les décortications sont faites sur des espèces pourvues d'épines, ces derniers organes sont beaucoup plus développés dans les parties situées au-dessus des points décortiqués que dans les régions situées au-dessous, ou sur les rameaux normaux.

6° Les décortications opérées, d'une part, sur les rameaux d'une plante à fleurs colorées par un pigment anthocyanique, d'autre part, sur ceux d'une plante appartenant à la même espèce mais représentant une variété à fleurs blanches, déterminent des modifications différentes dans la couleur des feuilles. Tandis que les feuilles de la variété à fleurs colorées se teintent rapidement en rouge, celles de la variété à fleurs blanches jaunissent sans qu'apparaisse jamais aucune trace de pigment anthocyanique.

Cette formation de pigment rouge dans les feuilles de la variété à fleurs colorées elles-mêmes par de l'anthocyane, et l'absence de ce pigment dans les feuilles de la variété à fleurs n'en contenant pas, permettent de penser qu'il existe une étroite relation entre la formation de l'anthocyane dans les feuilles de ces végétaux et le phénomène de la pigmentation dans les fleurs de ces mêmes végétaux.

7° D'une manière à peu près générale, les feuilles rouges des rameaux décortiqués ont un poids sec plus élevé que les feuilles normales ; toutefois le phénomène contraire a été constaté dans certains cas. La teneur des feuilles en substances organiques, rapportée à 100 grammes de feuilles fraîches, est généralement plus élevée dans les feuilles rouges des rameaux décortiqués que dans

les feuilles normales, mais le contraire peut se présenter parfois.

La teneur en cendres et la teneur en eau sont généralement moins élevées dans les feuilles rouges que dans les feuilles vertes; mais, dans certains cas, la proportion contraire a été mise en évidence.

8° La quantité de matières hydrocarbonées totales contenue dans les feuilles rouges des rameaux décortiqués est beaucoup plus élevée que celle des feuilles vertes normales. Les hydrates de carbone solubles dans le suc cellulaire (sucres, glucosides), aussi bien que les hydrates de carbone insolubles (amidon, cellulose), se trouvent en plus grande quantité dans les premières que dans les secondes.

9° L'intensité des échanges gazeux est plus faible chez les feuilles rouges que chez les feuilles normales.

10° La formation des pigments rouges provoquée dans les feuilles par la décortication annulaire des rameaux, est accompagnée d'une augmentation d'intensité des phénomènes d'oxydation au sein des tissus dans lesquels elle a lieu, car l'ensemble des échanges gazeux qui s'effectuent entre les tissus et l'atmosphère aboutit à une accumulation d'oxygène dans les feuilles rouges des rameaux décortiqués, et à une perte d'oxygène par les feuilles vertes des rameaux normaux.

Ces faits étant établis, voyons s'ils sont susceptibles de nous fournir des renseignements relatifs à la nature des processus chimiques qui aboutissent à la formation de l'anthocyane.

Nous constatons tout d'abord qu'il n'existe pas de règles absolues relatives aux rapports dans lesquels se trouvent la substance sèche, la substance organique, la matière minérale et l'eau, dans les feuilles rouges et dans les feuilles vertes. On ne peut pas dire que toutes les fois que l'anthocyane apparaît dans une feuille, à la suite de la décortication annulaire de la tige, la teneur en substance sèche, la teneur en substance organique, la teneur en cendres, ou la teneur en eau varie dans un sens déterminé; on ne peut par conséquent mettre en évidence l'existence d'une relation entre la production du pigment et la variation, dans un sens déterminé, des substances dont il vient d'être question.

Les composés hydrocarbonés solubles sont plus abondants chez les feuilles rouges des rameaux décortiqués que chez les feuilles vertes des rameaux normaux ; or j'ai constaté qu'il en est ainsi dans les différents cas de formation d'anthocyane que j'ai étudiés. Que le pigment apparaisse dans les feuilles sous l'influence d'un éclairement intense, ou à la suite des premières gelées de l'automne, ou bien par le fait de la décortication annulaire des tiges, l'apparition de ce pigment est toujours accompagnée d'une accumulation, dans les tissus pigmentés, des composés hydrocarbonés solubles. Il semble donc exister une relation entre ces deux phénomènes : accumulation de composés sucrés solubles et formation de pigments anthocyaniques.

Il n'en est pas de même de l'accumulation des composés sucrés insolubles (amidon, cellulose), mise en évidence dans les feuilles rouges des rameaux décortiqués. Cette accumulation a été constatée également chez des feuilles ayant rougi sous l'action d'un éclairement intense ; mais, par contre, une diminution des composés sucrés insolubles a été trouvée dans des feuilles ayant rougi à la suite des premières gelées automnales.

Enfin, l'étude des échanges gazeux chez des feuilles s'étant pigmentées sous des influences diverses : éclairement intense, attaque par des parasites, gelées automnales, m'a permis de constater que dans ces différents cas, aussi bien que dans celui de la formation d'anthocyane déterminée par la décortication annulaire des tiges, la production du pigment est accompagnée d'une augmentation d'intensité des phénomènes d'oxydation dans les tissus pigmentés.

Nous sommes donc ainsi amenés à constater que, lorsque les pigments anthocyaniques se forment, quelle que soit la cause lointaine qui détermine cette formation : éclairement intense, abaissement de la température, décortication annulaire, on remarque que cette pigmentation est accompagnée : 1° de l'accumulation de composés sucrés solubles dans les tissus ; 2° de l'augmentation d'activité des phénomènes d'oxydation.

J'ai déjà insisté sur ces faits ; je ferai donc seulement remarquer ici que dans le cas particulier de la formation de pigment rouge déterminée dans les feuilles par la décortication annulaire des tiges, aussi bien que dans les autres cas de rougissement

que j'ai été amené à étudier, il semble bien exister une relation entre la formation de l'anthocyane et, d'une part, l'accumulation de composés sucrés, d'autre part, la fixation d'oxygène dans les tissus pigmentés.

Toutefois, je rappelle qu'à mon avis les recherches faites dans le seul but d'établir quelles sont les modifications chimiques qui *accompagnent* la formation du pigment rouge ne permettront jamais de préciser d'une manière absolue la nature du phénomène chimique dont le résultat est l'apparition de l'anthocyane ; elles ne peuvent que fournir d'utiles renseignements indispensables aux travaux qui sont entrepris en vue de déterminer d'une manière directe la nature de ce phénomène. J'ai déjà fait connaître les premiers résultats que j'ai obtenus en dirigeant mes recherches dans cette dernière voie (1). L'étude des modifications chimiques qui accompagent, dans la cellule, la formation de l'anthocyane, a permis seulement jusqu'ici de faire des hypothèses sur la nature du phénomène chimique qui donne naissance à l'anthocyane ; l'étude de l'anthocyane elle-même, des composés aux dépens desquels elle se forme, et des produits auxquels elle donne naissance en se décomposant, permettra, je crois, de définir avec certitude le phénomène chimique de la pigmentation en lui-même.

(1) R. Combes. — Recherches sur la formation des pigments anthocyaniques (*Comptes rendus de l'Ac. des Sciences*, T. CLIII, p. 886, 1911).

LES GNÉTALES

LEURS FLEURS ET LEUR POSITION SYSTÉMATIQUE

Par O. LIGNIER et A. TISON

INTRODUCTION

Le petit groupe des Gnétales est certainement l'un de ceux du règne végétal qui ont provoqué le plus de recherches et ont le plus exercé la sagacité des botanistes. En effet, avec ses genres raréfiés, d'aspect si différents et ses caractères mi-gymnospermiques, mi-angiospermiques, il a depuis longtemps paru être l'un de ces groupes de transition qui, insuffisamment adaptés à des conditions nouvelles d'ambiances, ont souvent complètement disparu et laissent à leur place un hiatus difficile à combler dans la généalogie du monde végétal. Dans le cas présent, ce groupe, dont quelques individus subsistent encore, semblait devoir être à tous la source de solutions longtemps cherchées.

Son importance se trouvait d'ailleurs singulièrement accrue par le fait que l'origine de l'immense embranchement des Angiospermes était totalement inconnue et que ce petit groupe semblait capable de combler, au moins dans une certaine mesure, cette lacune de nos connaissances.

Les recherches sur les Gnétales ont donc été extrêmement nombreuses, surtout depuis une soixantaine d'années, et on peut dire qu'elles ont porté sur tous les organes de la plante adulte comme sur toutes les phases de son développement. Mais, malgré tous ces efforts des botanistes dont certains comptent parmi les plus illustres, il faut bien avouer que les Gnétales n'ont pas encore livré leur secret.

Tout d'abord rangées parmi les Angiospermes en raison de leur port extérieur, elles furent ensuite pendant longtemps

rattachées aux Gymnospermes, dans lesquelles elles formaient en général un groupe comparable à celui des Coniférales et voisin de lui, se rapprochant surtout des Taxacées. Alors les botanistes ne leur reconnaissaient guère qu'une tendance vers l'Angiospermie ; encore ne le faisaient-ils qu'en s'appuyant sur des caractères fort divers, parfois même presque contradictoires.

Toutefois, dans ces dernières années les opinions ont progressivement varié à cet égard et nombreux sont aujourd'hui les observateurs, qui, tout en rattachant encore plus ou moins les Gnétales à la Gymnospermie, tendent à les replacer nettement parmi les Angiospermes. Certains les y ont rapprochées des *Chloranthacées* ou des *Casuarinées*, d'autres des *Loranthacées*, d'autres des *Polygonées*, ou bien encore des Amentales, variations qui, tout en maintenant l'idée générale, indiquent l'incertitude de sa mise en application.

D'autre part, au sujet des rapports ancestraux des Gnétales, des discordances analogues se sont produites. A la parenté avec les Coniférales, qui est généralement admise, quelques botanistes ont cru devoir substituer celle des Cordaïtales, ou bien celle des Bennettitales, ou même, remontant plus haut encore, celle des Ptéridospermées.

Tous ces essais, toutes ces contradictions, prouvent bien la difficulté du problème, d'autant plus que les Gnétales ne semblent pas avoir laissé, dans les terrains géologiques, de traces qui puissent nous apporter quelques éclaircissements, à moins qu'avec Renault on ne leur attribue les *Gnetopsis*.

Dans le présent mémoire nous n'avons pas la prétention d'avoir élucidé la question, d'autant plus que, volontairement, nous avons limité nos recherches à l'anatomie de la fleur ; cependant nous espérons avoir apporté une pierre à l'édifice. Il nous avait semblé en effet que, parmi tous les points étudiés par les divers auteurs, l'anatomie de la fleur était justement l'un de ceux qui l'avaient été d'une façon peu suffisante. C'est pourquoi nous avons cru devoir reprendre cette étude sur des bases nouvelles, d'autant plus que les fleurs sont peut-être, de ces plantes, les parties les plus faciles à se procurer et qu'en outre, étant données les habitudes du règne végétal, les fleurs nous semblaient, plus que tout autre organe, capables d'ap-

porter quelque lumière au milieu de toutes les obscurités actuelles. C'est donc volontairement que nous limitons ce mémoire à l'étude anatomique de la fleur, laissant même de côté la plupart des détails histologiques, qui ne nous paraissent pas avoir une importance spéciale, tant au point de vue phylogénique qu'à celui de la compréhension de la fleur elle-même ; pour ces derniers nous renvoyons aux travaux antérieurs dont plusieurs sont admirablement documentés.

Toutefois, si dans notre exposé des faits nous avons cru devoir nous limiter ainsi, dans la discussion des résultats nous comptons faire appel en outre à tous les autres faits intéressants signalés par des chercheurs précédents et dont, d'ailleurs, beaucoup ont pu être vérifiés par nous-mêmes au cours de nos recherches.

Parmi les Gnétales actuelles il nous a semblé, comme à beaucoup d'autres depuis Hooker, que le *Welwitschia* était celui des trois genres dont la morphologie externe des fleurs avait le mieux conservé les caractères ancestraux, qui, par suite, devait posséder le plus complètement la structure florale des Gnétales primitives. Aussi est-ce par lui que nous commencerons l'exposition des résultats obtenus. Ensuite viendra l'*Ephedra*; puis, en dernier lieu, le *Gnetum*, le plus modifié des trois genres.

Toute notre étude a été faite par la méthode des coupes successives en série, après inclusion dans la paraffine et coloration convenable. Les matériaux employés ont été des matériaux frais conservés dans l'alcool toutes les fois que cela nous a été possible. Mais parfois, nos échantillons étant secs, pour avoir été conservés, soit dans des herbiers, soit dans des vitrines, nous avons dû, pour les utiliser, les regonfler par des méthodes variées (eau chaude, potasse, etc.).

Qu'il nous soit ici permis d'adresser nos vifs remerciements à tous ceux qui nous ont procuré des échantillons : tout d'abord au regretté M. Treub, et en général à la direction du Jardin de Buitenzorg, qu'on trouve toujours quand il s'agit d'alimenter des recherches scientifiques et qui nous a fourni des inflorescences de *Gnetum* ; à M. F. E. Weiss, professeur à l'Université de Manchester, et à M. Zacharias, directeur du Jardin bota-

nique de Hambourg, à qui nous devons des cônes mâles et femelles du *Welwitschia* ; à M. Lecomte, directeur des herbiers au Muséum de Paris, pour les inflorescences des trois genres qu'il nous a procurées ; à M. Trabut, professeur à l'Université d'Alger, qui nous a envoyé des *Ephedra altissima* frais ; à M. G. Bernard, directeur du Jardin botanique de la Rochelle, pour ses *Ephedra distachya* ; à M. Trintzius, conservateur du Jardin botanique de Rouen, qui a bien voulu nous faire faire plusieurs envois de jeunes inflorescences fraîches d'*Ephedra* ; à M. Mac Dougal, directeur du Desert-Laboratory de Tucson, à qui nous devons des échantillons de l'*Ephedra trifurca*, recueillis spécialement pour nous dans les déserts de l'Arisona ; à M. Setchel, directeur du Musée de Berkeley, sur les ordres de qui Mme Brandegee, que nous remercions tout particulièrement, a été, à notre intention, chercher l'*Ephedra californica* dans le désert de Mohave ; à M. H. Hallier, qui nous a adressé des cônes de *Welwitschia* conservés dans les collections de Leyde ; enfin à M. Pearson, professeur au South African College de Cape Town, qui, avec une libéralité et une obligeance extrêmes, nous a procuré de nombreux et magnifiques échantillons d'inflorescences mâles et femelles du *Welwitschia* auquel il a lui-même consacré de si intéressantes recherches.

HISTORIQUE

A la fin du XVIIIe siècle la classification ne séparait pas encore aussi nettement qu'aujourd'hui les Gymnospermes des Angiospermes, et, d'autre part, les *Gnetum* encore éloignés des *Ephedra*, étaient nettement rangés parmi les derniers, de telle sorte que toutes les interprétations de leur fleur faites à cette époque ou au début du siècle suivant se ressentent fortement de cet état de la systématique.

Ant. L. de Jussieu (1789) range les *Gnetum* et les *Thoa* (*Gnetum Thoa*) parmi les genres rattachés aux Urticées (45) et il admet que leurs fleurs mâles comprennent un filet terminé par deux anthères. Leurs fleurs femelles possèdent un ovaire avec un style et 3-4 stigmates. Quant à l'*Ephedra*, bien que très proche du *Gnetum*, il est placé parmi les Conifères, à côté des

Casuarina et des *Taxus*. Ses fleurs mâles possèdent un calice bifide et les étamines y sont soudées en une colonne qui, le plus souvent, porte sept anthères, dont quatre latérales et trois terminales. Sa fleur femelle se termine par deux graines chacune avec style et stigmate, et ce que DE JUSSIEU prend pour un calice quintuple est le chaton avec ses bractées décussées.

Pour Robert BROWN (1827) (**17**) l'enveloppe externe de la fleur femelle des *Gnetum* et des *Ephedra* (le *Welwitschia* n'étant pas encore connu) était un calice ; celui-ci entourait un ovule caulinaire et terminal (c'est-à-dire résultant de la transformation du sommet de l'axe floral), unitégumenté chez les *Ephedra*, bitégumenté chez les *Gnetum* et comparable à celui des autres Gymnospermes. Ce fut également l'opinion qu'adoptèrent BENTHAM (1856) (**8**) et TULASNE (1858) (**99**).

Avec ENDLICHER (1847) (**29**) et BLUME (1834) (**12**) l'enveloppe externe est non plus un calice, mais un ovaire sans style ni stigmate, cet ovaire renfermant un ovule uni ou bitégumenté dont le tégument intérieur est prolongé pour recueillir le pollen. Ainsi, pour ces deux botanistes, l'enveloppe externe n'est pas un tégument, comme d'autres le soutiendront ultérieurement. Du reste BLUME, par des observations organogéniques excessivement soignées, avait reconnu que les diverses enveloppes apparaissent successivement de bas en haut, et ce fait, dans la comparaison avec les téguments ovulaires des Angiospermes, s'opposait fortement à ce que l'enveloppe externe des Gnétales ne fût considérée que comme un simple tégument.

Quant à la fleur mâle, les mêmes botanistes admettaient qu'elle possède également un calice ou un périanthe, et que l'ovule y est simplement remplacé soit, pour l'un, par une étamine solitaire centrale, soit, pour l'autre à la suite de RICHARD (1826) (**80**[bis]), par un androphore simple ou ramifié (*Ephedra*), celui-ci terminé par des anthères à loges séparées ou diversement réunies, bi ou triloculaires et s'ouvrant par un pore terminal.

MEYER (1846) (**67**) craint de se prononcer sur la valeur de l'enveloppe externe des fleurs femelles de l'*Ephedra*. Il n'ose l'assimiler ni à un périgone, ni à un ovaire ; aussi reprend-il le nom d'involucelle ou de vaginule que lui avait donné

Richard (80 bis). Par contre, il admet que l'enveloppe interne est réellement un tégument ovulaire ; il la considère même comme accompagnée d'une enveloppe encore plus interne, laquelle n'est en réalité formée que par la surface même du nucelle.

Pour lui, le périgone de la fleur mâle est également un involucelle, et, s'appuyant sur certains faits constatés dans des épis accidentellement androgynes, il homologue ces involucelles dans les deux sexes.

Lindley (1853) (64) avait d'abord pensé que dans la fleur femelle des Gnétacées (*Gnetum*, *Ephedra*) l'enveloppe immédiate du nucelle, avec son long col et son stigmate, représentait un ovaire, mais, sous l'influence des renseignements donnés par Griffith, il abandonna cette interprétation et revint à la notion du tégument ovulaire autour duquel s'en trouveraient encore un ou deux autres. La fleur mâle, à son avis, comprend un calice et des étamines monadelphes à anthères triloculaires.

Terme de passage entre les Gymnogènes et les Exogènes, les Gnétales ont conservé certains bons caractères des premières et y joignent d'autres particularités qui les rapprochent soit des Chloranthacées soit des *Casuarina*.

Agardh (1853) (1) met également les *Gnetum* et les *Ephedra* parmi les Gymnospermes, mais les premiers auprès des Podocarpées et les deuxièmes auprès des Taxinées et des Cupressinées.

En ce qui concerne la fleur mâle, Tulasne (1858) (99) adopte à peu près l'opinion de ses prédécesseurs : calice avec étamines solitaires ou monadelphes portant une ou plusieurs anthères à ouverture terminale. Pour la fleur femelle, il préfère l'opinion de Endlicher et de Blume : un ovaire béant renfermant un ovule uni ou bitégumenté.

Henfrey (1859), dans la préface qu'accompagnent les notes de Griffith (31, p. 299), se montre favorable à une opinion émise bien antérieurement d'après laquelle les Gnétacées se rattachent davantage aux Loranthacées qu'aux Conifères.

Avec Hooker (1863), interviennent quelques idées nouvelles. Dans son beau mémoire (43) sur le nouveau genre *Welwitschia*, et grâce à la connaissance de la structure si particulière des fleurs

de ce genre, comme d'ailleurs à l'étude comparative qu'il fit des autres, ce botaniste fut en effet amené à préciser certains points jusque-là douteux. Toutefois ses interprétations générales se rattachent encore assez nettement à celles de Brown. Avec lui, et du reste avec tous les autres, il admet encore que l'ovule est terminal et uni ou bitégumenté suivant les genres ; mais, à l'enveloppe externe il ne donne plus que la valeur d'un périanthe par assimilation avec ce qui existe dans la fleur mâle. Dans celle-ci en effet, le périanthe peut être formé soit par deux verticilles décussés (*Welwitschia*), le premier transversal et le deuxième médian, soit par un seul verticille médian (*Ephedra*, *Gnetum*), le verticille transversal étant atrophié. A l'intérieur du périanthe les étamines constituent un nouveau verticille ; elles y sont soit au nombre de six (*Welwitschia*) et connées jusqu'à mi-hauteur, de manière à former une collerette autour d'un ovule unitégumenté, terminal et stérile, soit au nombre de deux à huit (*Gnetum*, *Ephedra*) et soudées en une colonne anthérifère terminale.

Dans sa comparaison entre la fleur mâle et la fleur femelle du *Welwitschia*, Hooker homologue le périanthe ailé de cette dernière au verticille périanthaire inférieur de la première.

L'unisexualité des fleurs du *Welwitschia* qui, grâce à sa fleur mâle (pseudo-hermaphrodite), lui paraît dérivée d'un hermaphroditisme préexistant par avortement de l'un des deux sexes, jointe à l'organisation spéciale des fleurs des Gnétacées et aussi à certaines particularités embryogéniques, amène Hooker à considérer ce groupe comme intermédiaire entre les Gymnospermes et les Angiospermes.

Eichler (1863), se basant sur les observations de Hooker en ce qui concerne le *Welwitschia*, adopte (**25**, **26**) ses interprétations pour les deux sortes de fleurs de ce genre et pour les fleurs femelles des deux autres genres. Mais, entraîné par la comparaison des fleurs mâles de ces derniers avec celles des Conifères et par la compréhension qu'il avait de celles-ci, il admet que la colonne anthérifère y est formée « par l'axe floral allongé » et que les anthères y correspondent à des étamines uniloculaires (**26**, p. 261). « En effet, dit-il, la différence morphologique entre les fleurs des Gnétacées et celles des Conifères consiste unique-

ment dans le fait que les premières possèdent un périgone et que les secondes n'en ont pas, et cela, sans doute, est vrai non seulement pour les fleurs femelles mais encore pour les fleurs mâles. Celles-ci, chez les Conifères, sont formées d'un axe unique, allongé, portant des étamines et dépourvu du périgone, tandis que, chez les Gnétacées, cet axe est très court et pourvu d'un périgone » (**25**, p. 510, note). Seules les anthères représentent des feuilles (**27**, p. 70) et ces feuilles sont aussi nombreuses que les loges.

De même que celui des Conifères l'ovule des Gnétacées est terminal et formé par la transformation du sommet même de l'axe floral (**26**, p. 265).

Donc pour Eichler les fleurs des « Gnétacées, sont vraiment gymnospermes » (p. 266) et « les Gnétacées, entourant un androcée et un ovule d'un vrai périgone, ne parviennent pas cependant à un ovaire tel qu'il se rencontre chez toutes les Angiospermes » (p. 285). Elles présentent simplement « une tendance vers les Phanérogames les plus élevées » (p. 261).

Alphonse de Candolle (1868) (**18**) considère les Gnétacées comme des Gymnospermes qui forment un terme de transition entre les Conifères et les Angiospermes.

Pour Parlatore (1868) (**72**, p. 347) il n'existe de périanthe ni dans la fleur mâle ni dans la fleur femelle, mais seulement un ou deux verticilles de bractéoles libres ou connées et, au-dessus, dans la fleur mâle, une ou quelques étamines à anthères bi ou triloculaires; dans la fleur femelle, un ovaire uniloculaire et uniovulé. La fleur du *Welwitschia* a été jadis hermaphrodite.

Ainsi comprises, les Gnétales sont à peu près à moitié chemin entre les Conifères (Taxinées) et les Angiospermes; elles touchent, d'une part aux Casuarinées par l'*Ephedra* et, d'autre part, aux Chloranthacées par le *Gnetum*.

Suivant Le Maout et Decaisne (1868) (**54**), les Gnétacées sont des Gymnospermes. Leurs fleurs mâles possèdent une gaine membraneuse basilaire et 1 (*Gnetum*) ou 6-∞ étamines soudées en colonne avec anthères à 2-4 loges; leurs fleurs femelles portent un ovule à 2-3 téguments.

Van Tieghem (1869, **95**, p. 270-271) n'étudie que la fleur femelle de l'*Ephedra altissima*, mais, pour ses recherches, il fait

intervenir des notions nouvelles tirées de la structure anatomique et, pour ses interprétations, la compréhension particulière qu'il avait de la fleur femelle des Conifères. De même que chez ces dernières le bourgeon floral axillaire ne porte qu'une seule feuille (écaille ovulifère) et l'ovule est inséré sur cette feuille. Mais ce dernier, au lieu d'être, comme chez les Conifères, fixé sur sa face dorsale, y est porté sur sa face ventrale. En outre cette feuille est enroulée autour de lui, et c'est elle qui constitue l'enveloppe extérieure. Du reste cette écaille ovulifère fait partie d'un verticille de deux écailles connées, situées dans le plan médian, dont l'autre, celle située extérieurement, contre la bractée mère, serait stérile et même avortée.

Le parcours des faisceaux dans le bourgeon floral est en rapport avec cette organisation. Il reçoit, en effet, dans sa base trois faisceaux, un extérieur et deux intérieurs. Ces deux derniers pénètrent dans l'écaille ovulifère fertile à la façon de ceux qui desservent les bractées foliaires ordinaires, mais seulement après avoir émis chacun deux faisceaux marginaux qui se rapprochent de l'axe du bourgeon pour y former une cupule vasculaire sous l'ovule. Quant au faisceau extérieur, qui représente probablement le système vasculaire de l'écaille avortée, il s'éteint sans pénétrer ni dans l'enveloppe ni dans la cupule sous-ovulaire.

En outre de cette interprétation du bourgeon floral, Van Tieghem admet encore que les deux bractées connées supérieures du strobile (celles qui portent les bourgeons ovulifères dans leurs aisselles) représentent en réalité un ovaire béant.

Malgré les différences que son interprétation offre avec toutes celles de ses prédécesseurs, Van Tieghem est donc, en somme, amené, mais par des arguments nouveaux, à des conclusions systématiques qui rappellent beaucoup les leurs. Pour lui, les Gnétacées forment encore « l'anneau qui réunit les Conifères et par suite les Cycadées aux autres Phanérogames » (p. 292).

Nous verrons qu'ultérieurement Van Tieghem modifia une partie de ses interprétations.

Dans son étude si admirablement documentée, *Die Coniferen und die Gnetaceen* (1872), après avoir fourni de nombreux ren-

seignements sur l'organogénie et la stucture des fleurs mâles et femelles dans les trois genres de Gnétacées, après avoir indiqué leurs homologies réciproques et discuté toutes les opinions antérieurement émises à leur sujet, STRASBURGER conclut, lui aussi, en s'appuyant en outre sur l'embryogénie, à l'homologation de ces fleurs avec celles des Conifères et, en particulier, avec celle du *Taxus*, dont l'*Ephedra* se rapprocherait plus que les deux autres genres. Mais en même temps, lui aussi, quoique en se basant sur des caractères très différents, il reconnaît leurs affinités avec celles des Phanérogames supérieures (Métaspermes = Angiospermes) et, en particulier, avec celles des Dicotylédones inférieures dont elles peuvent posséder les deux téguments ovulaires quoique y apparaissant en ordre basifuge. Il admet même que les Gnétacées ont formé un important groupe de transition vers ces Dicotylédones dont l'origine serait probablement polyphylétique et que les trois seuls genres actuellement subsistants donnent des indications sur trois des directions de cette différenciation.

Dans la fleur femelle des Gnétacées, STRASBURGER considère l'enveloppe externe comme représentant, dans les trois genres, un ovaire bicarpellé, comparable à l'unique enveloppe (tégument ovulaire) des Conifères. L'ovule intérieur y serait pourvu tantôt d'un tégument unique (*Ephedra*, *Welwitschia*, épis pseudo-androgynes du *Gnetum*), tantôt de deux téguments (épis femelles du *Gnetum*); ce ou ces téguments, qui manquent chez les Conifères, seraient homologues de ceux des Dicotylédones. Du reste ces téguments pourraient bien avoir une valeur foliaire; chez l'*Ephedra* l'unique tégument semble résulter de la transformation d'une feuille unique. Quant au nucelle, il est toujours caulinaire et correspond au sommet de l'axe de la fleur. C'est, en somme, l'opinion d'ENDLICHER et de BLUME, que STRASBURGER se trouve avoir reprise, mais en la confirmant et l'expliquant au moyen de nombreux documents nouveaux.

Dans la fleur mâle STRASBURGER reconnaît, avec HOOKER, un périgone basilaire soit double (*Welwitschia*), soit simple par atrophie du verticille inférieur transversal (*Ephedra*, *Gnetum*). Mais où il se sépare de tous ses devanciers, c'est dans l'interprétation du sommet de la fleur. Chez l'*Ephedra* et le *Gnetum* il

admet encore cependant avec EICHLER que la colonne anthérifère n'est produite ni par un filet staminal unique, ni par la coalescence de plusieurs filets staminaux, mais qu'elle résulte de l'allongement de l'axe floral lui-même. Quant aux étamines, elles sont réduites à leurs anthères qui sont ordinairement biloculaires (uniloculaires chez le *Gnetum*). Chez le *Welwitschia* l'axe floral, après avoir fourni deux feuilles staminales simples et transversales, c'est-à-dire alternes avec les pièces du verticille précédent, donne naissance à un nouveau verticille staminal formé de quatre étamines situées dans les plans diagonaux ; ces émissions n'éteignent du reste pas sa croissance terminale qui se poursuit au delà. Ce sont ces 2 + 4 pièces staminales qui sont connées en tube à la base et forment plus haut les lobes à l'extrémité desquels se trouvent les anthères triloculaires. Quant au sommet axial prolongé, il fournit un ovaire bicarpellé qui recouvre un ovule terminal nu et stérile. Cette interprétation nouvelle de la fleur mâle du *Welwitschia* conduit STRASBURGER à reprendre l'opinion de HOOKER d'après laquelle cette fleur dérive d'une fleur hermaphrodite, mais avec une compréhension différente des modifications qui en ont accompagné la transformation.

La comparaison entre les fleurs mâles et femelles dans les trois genres conduit également STRASBURGER à concevoir leur homologie d'une façon toute nouvelle. Ce n'est plus en effet, comme l'admettait HOOKER, au verticille inférieur du double périgone de la fleur mâle qu'il est amené à homologuer l'enveloppe externe ailée (ovaire) de la fleur femelle (et par suite l'enveloppe externe de l'*Ephedra* et du *Gnetum*), mais bien à la production stigmatifère (ovaire avorté) qui termine la fleur mâle. Donc, toutes les productions sous-jacentes à cette dernière seraient avortées dans la fleur femelle.

De même que VAN TIEGHEM, STRASBURGER revint ultérieurement sur une partie de ses premières conclusions.

Une note (66) faite par MAC NAB (1872) pour compléter les renseignements organogéniques de HOOKER sur les fleurs du *Welwitschia*, et alors qu'il ignorait les recherches de STRASBURGER, vient apporter de très utiles documents organogéniques.

Dans la fleur mâle il se produit en réalité quatre verticilles

de pièces décussées dont les deux inférieurs forment un double périanthe, le troisième l'androcée et le quatrième l'ovaire. L'androcée ne comprend donc à l'origine que deux pièces situées dans le plan transversal ; mais ultérieurement chacune d'elles se trilobe. Quant à l'ovaire, il est très nettement, au début, formé par deux bourrelets médians hémi-circulaires qui, ultérieurement, s'allongent pour former le style et le stigmate et recouvrent le sommet conique de l'axe floral.

Dans la fleur femelle Mac Nab reconnaît tout d'abord, en plus que dans la fleur mâle, une région basilaire (sorte de pédicelle court) terminé par un étranglement, puis un verticille dimère situé dans le plan transversal et que, à l'exemple de Hooker, il assimile au périanthe inférieur de la fleur mâle. Au-dessus de ce périanthe l'axe floral produit immédiatement un bourrelet annulaire qui enveloppe le point de végétation transformé en nucelle. La forme annulaire du bourrelet ne permet pas de l'assimiler aux carpelles de la fleur mâle ; c'est un tégument. Bourrelet et nucelle représentent donc un ovule terminal, nu et unitégumenté.

A la suite de ces interprétations Mac Nab conclut que la fleur mâle unit intimement le *Welwitschia* aux Angiospermes, alors que la fleur femelle en fait une Gymnosperme.

Ayant eu tardivement connaissance du mémoire de Strasburger, Mac Nab compare ses propres conclusions à celles de cet auteur. En ce qui concerne l'androcée, il maintient absolument son interprétation, mais, par contre, il se montre assez disposé à admettre l'opinion de Strasburger en ce qui concerne la qualité ovarienne que ce dernier attribue au verticille inférieur de la fleur femelle.

Dans ses *Blüthendiagramme* (1875, **27**) Eichler abandonne complètement sa précédente compréhension de la fleur des Gnétacées (**25** et **26**) pour suivre celle de Strasburger. Il fait cependant quelques réserves en ce qui concerne la valeur des pièces staminales. A leur sujet il serait assez disposé à admettre l'opinion de Mac Nab (**66**).

Beccari (1877, **6**) n'a étudié que les fleurs femelles du *Gnetum Gnemon* : il en donne des figures organogéniques très précises. D'après lui la fleur est encore un bourgeon axillaire dont le

nucelle occupe le sommet axial. Mais ce nucelle est nu et les trois enveloppes (des vraies fleurs femelles) ne lui appartiennent pas ; elles ne représentent pas des téguments ovulaires. Leur ordre d'apparition, qui est basifuge, et leur sommet, qui est bifide au moins à l'état jeune et bien visible pour l'enveloppe intérieure et l'enveloppe extérieure, démontrent en effet qu'elles représentent trois verticilles alternes formés chacun de deux pièces concrescentes. Comparant cette fleur du *Gnetum Gnemon* à celle pseudo-hermaphrodite du *Welwitschia*, il admet leur homologation complète, l'enveloppe externe correspondant au périgone supérieur de cette dernière et l'enveloppe moyenne au verticille staminal, l'enveloppe interne, qu'il appelle « sac pistillaire » ou « nucellaire », correspondant, en somme, à l'ovaire avorté de Strasburger.

L'organisation de cette fleur rappellerait beaucoup plus celle des Dicotylédones (*Chenopodium*) que celles des Conifères.

L'étude de Bertrand (1878, **10**) est purement anatomique. Pour lui la fleur mâle du *Welwitschia* (p. 64) représente un bourgeon dont l'axe est terminé par le nucelle et qui porte quatre verticilles de feuilles décussées. Les deux feuilles connées du troisième verticille fournissent chacune trois filets staminaux ; celles du quatrième sont situées dans le plan médian. Toutefois (p. 65) Bertrand, refusant d'aller jusqu'où sont allés Strasburger, Mac Nab et Beccari, n'assimile pas ce quatrième verticille à un ovaire ; il y voit simplement un tégument ovulaire. Il semble même réserver, dans la fleur femelle, l'interprétation d'ovaire pour le verticille immédiatement inférieur, puisque (p. 82), après avoir fait remarquer que, dans cette fleur, le tégument ailé correspond au tube staminal de la fleur mâle, il ajoute que sa structure ne diffère pas de celle d'un ovaire.

Chez l'*Ephedra* l'enveloppe extérieure de la fleur femelle est également formée de deux bractées connées. Quant aux deux enveloppes externes de la fleur femelle du *Gnetum*, Bertrand ne peut (p. 85) indiquer leur valeur.

Le type des graines du *Gnetum* « se retrouve dans plusieurs graines fossiles silicifiées provenant du terrain houiller » (p. 75) ; les Gnétacées auraient donc une haute antiquité.

Dans ses *Angiospermen und Gymnospermen* (1879) STRASBURGER revient sur certaines interprétations formulées en 1872 (**88**). C'est ainsi que le bourgeon floral femelle des Gnétacés, comme du reste celui des Conifères, ne comprend plus d'ovaire, mais simplement un ovule et que, par suite, cet ovule n'est plus comparable à celui des Dicotylédones. L'enveloppe externe, que STRASBURGER avait auparavant considérée comme représentant un ovaire devient un vrai tégument ovulaire qui à l'origine est plus épais dans le plan transversal que dans le plan médian. Quant à l'enveloppe interne de l'*Ephedra* et du *Welwitschia*, de même que les deux enveloppes internes du *Gnetum*, ce ne sont plus que des produits du dédoublement (Vermehrung) (p. 120) du tégument (enveloppe externe). Par suite, les deux ou trois enveloppes du nucelle des Gnétacées sont comparables à l'unique tégument des Conifères et il n'est plus possible de les homologuer aux téguments ovulaires des Dicotylédones.

Bien entendu, cette nouvelle interprétation de la fleur femelle détruit les homologies précédemment établies entre elle et l'appareil stigmatifère de la fleur pseudo-hermaphrodite du *Welwitschia*. Ce dernier est en effet toujours considéré comme un ovaire atrophié ; aussi STRASBURGER ne peut plus expliquer sa présence chez les Gymnospermes (p. 133). Relativement à l'androcée de cette même fleur, il adopte, cette fois, l'opinion de MAC NAB (**66**) et ne le considère plus que comme formé par un seul verticille de deux feuilles transversales, chacune lobée en trois étamines.

GOEBEL (1882, **30**) ne fait guère, dans ses descriptions, que reprendre les indications morphologiques d'EICHLER (**27**) et semble éviter de se prononcer au sujet des interprétations précédemment données. Ainsi, il reste dans le vague en ce qui concerne la valeur de la colonne anthérifère chez le *Gnetum* et l'*Ephedra*. De même, pour la fleur femelle, tout en employant le terme périanthe, il admet que pour faciliter les comparaisons il vaudrait peut-être mieux dire « tégument externe » avec STRASBURGER (**89**) ; du reste, pour lui la chose est sans importance. Les Gnétacées sont des Gymnospermes à comparer aux Conifères.

BOWER (1882, **16**), se basant sur l'étude des germinations du

Welwitschia et du *Gnetum*, admet que les Gnétacées forment un groupe naturel et que le *Gnetum* est en réalité à peine plus comparable aux Angiospermes que les deux autres genres.

Lorsqu'il établit son genre *Gnetopsis*, B. Renault (1883-1885, **76-80**) crut y voir un représentant des Gnétacées. Ce genre « établit l'existence des Gnétacées dans les couches profondes du houiller supérieur » (**77**, p. 178). En rapprochant même les *Samaropsis*, le *Stephanospermum akenioides* et le *Cardiocarpus orbicularis*, auxquels viennent se joindre les *Ephedrites*, il établit, p. 206, un tableau général des Gnétacées depuis cette époque reculée jusqu'à nos jours.

Plus tard il modifiera un peu ces conclusions (1896, 1898, **78** et **79**) en rattachant les *Gnetopsis* aux Calamodendrées dont « les Gnétacées semblent former la famille vivante la plus voisine » (**79**, p. 435).

L'opinion de 1872 (**88**) abandonnée par Strasburger en 1879 (**89**) est, quelques années plus tard, en partie reprise par Van Tieghem (1884, **97**) qui la substitue à celle antérieurement émise par lui-même (**95**, 1869) : dans le bourgeon femelle l'enveloppe extérieure représente un ovaire bicarpellé. Mais, à l'inverse de Strasburger et de tous ses prédécesseurs, Van Tieghem maintient que le sommet de l'axe floral s'atrophie et que l'ovule est de nature foliaire; celui-ci est porté sur la face interne des carpelles. En raison de cette nouvelle interprétation de la fleur, les conclusions phylogénétiques précédentes sont légèrement modifiées et accentuées dans le sens de l'Angiospermie, puisque la présence d'un ovaire différent de l'écaille ovulifère des Conifères (telle que la comprend Van Tieghem) « rapproche nettement les Gnétacées des Angiospermes ».

Pour la fleur mâle dans les trois genres Van Tieghem adopte entièrement l'opinion de Hooker (**43**).

Notons encore que pour lui la fleur femelle de l'*Ephedra altissima* n'est pas terminale de l'axe primaire (celui du chaton), ainsi que le pense Strasburger, mais, comme chez les autres *Ephedra*, axillaire de l'une de ses dernières bractées. Elle ne paraît terminale qu'en raison de l'avortement de la seconde fleur axillaire.

Saporta et Marion (**81**), utilisant les connaissances déjà

acquises sur les Gnétacées, présentent, en 1885, des considérations réellement remarquables relativement à leur position systématique.

Par divers caractères, en particulier par la structure de leurs tissus libéro-ligneux et par celle du sac embryonnaire de l'*Ephedra*, les Gnétacées se rattachent encore à la Gymnospermie. Par le groupement de leurs sacs polliniques à l'extrémité des androphylles, par la position dressée et l'ouverture en fente terminale de ces sacs, mais non, il est vrai, par le pollen, elles rappellent plus particulièrement les Cordaïtées ; par leurs fleurs femelles elles sont comparables aux *Gnetopsis*, ainsi qu'au *Bornia* par leur appareil foliaire ; mais, par leur symétrie décussée, par leur dicotylédonie, par les feuilles du *Gnetum*, surtout par leur type floral dont les conditions de formation sont celles que l'on trouve chez les Angiospermes, elles se rattachent aux Dicotylédones. Chez elles toutefois les organes sexués se forment avec des « éléments appauvris » et des parties « atteintes par l'avortement de l'axe sexué ». Les bractées et le tégument y sont des « résidus foliaires » de rameaux sexués primitifs. « L'ovule y a tenu la place d'une feuille dont il n'est rien resté..., il est devenu finalement axile et terminal ».

En somme, les Gnétacées se rattachent aux Calamodendrées et à la souche des Salisburyées prototypiques par le genre *Bornia* duquel elles descendent vraisemblablement, de même que les Taxées et les Conifères. Mais ayant évolué dans un sens différent de ces dernières, elles constituèrent probablement un des rameaux détachés de l'Angiospermie primitive et que la réduction de ses pièces florales aurait empêché d'évoluer jusqu'à l'Angiospermie vraie. A ces divers points de vue peut-être faut-il les rapprocher des Loranthacées et des Santalacées.

A propos des graines de Cordaïtées étudiées par Renault, de Solms-Laubach (1885, **86**, p. 118) est amené à penser que leurs fleurs femelles doivent être comparées à celles des Gnétacées et, en particulier, à celles de l'*Ephedra*. Plus loin, p. 121, il dit encore que parmi les carpolithes du Carbonifère il y en a qui peuvent être des graines de Gnétacées. Donc, de Solms-Laubach

admet avec B. Renault la grande ancienneté des Gnétacées et même, de même que Bertrand et Thibout, une certaine parenté probable entre elles et les Cordaïtées.

En 1889, Eichler (**28**) reprend de nouveau pour les *Pflanzenfamilien* l'étude des Gnétacées qu'il place encore parmi les Gymnospermes. En ce qui concerne les fleurs femelles il revient en grande partie sur les interprétations de ses *Blüthendiagramme* (**27**) pour reprendre celle de 1863 (**25** et **26**) ou plutôt celles de Hooker (**43**) qu'il avait alors adoptées : la fleur comprend un périgone et un ovule terminal axial uni ou bitégumenté ; c'est le tégument intérieur qui est collecteur du pollen.

Relativement à la fleur mâle du *Welwitschia* l'opinion de Mac Nab (**66**) en ce qui concerne l'androcée et celle de Strasburger (**88**) en ce qui concerne l'appareil stigmatifère, sont abandonnées par Eichler et il revient encore à celle de Hooker d'après laquelle l'androcée comprend un verticille de six étamines, tandis que l'appareil stigmatifère représente le tégument d'un ovule stérile.

Stapf dans sa belle monographie des *Ephedra* (1889, **87**) fournit de nombreuses et précieuses indications sur les différences spécifiques qu'offre la morphologie des inflorescences et des fleurs dans les deux sexes. En ce qui concerne l'interprétation des organes, il se range généralement à la deuxième opinion de Strasburger et les renseignements anatomiques qu'il fournit sont souvent ceux donnés par cet illustre botaniste. Cependant il y a lieu de noter que pour lui la colonne anthérifère continue à représenter des filets staminaux. De plus il signale le fait que chez les deux espèces unisexuées, *E. californica* et *E. trifurca*, l'enveloppe externe (qu'il dénomme tégument en l'assimilant à celui des Conifères) renferme quatre faisceaux. Notons encore que chez l'*Ephedra alata* var. *alenda* le col de l'enveloppe externe, au lieu d'être unilobé au sommet comme chez les autres espèces, est terminé par trois dents.

Dans son travail de thèse (1892, **46**) Karsten confirme les renseignements fournis par Strasburger et Beccari sur le développement des téguments du *Gnetum* et signale la production d'une gouttelette liquide à l'extrémité du tégument inté-

rieur comme moyen de collection du pollen. Puis, après avoir surtout étudié le développement et le sort du sac embryonnaire, il conclut que « parmi les plantes actuelles c'est avec les *Casuarina*, du reste entièrement isolés, que les *Gnetum* ont le plus de rapports ».

L'année suivante, le même auteur, dans ses *Untersuchungen über die Gattung Gnetum* (48), qu'il consacre entièrement à la systématique, ne donne qu'une rapide description des fleurs, sans y joindre d'interprétation. C'est seulement dans un troisième mémoire (47) qu'il reprend l'étude des fleurs et entreprend leur interprétation. Il est ainsi amené à constater l'excellence des descriptions anatomiques données par Strasburger. Pour lui les *Gnetum* comprennent deux types, l'un qui a davantage conservé l'organisation primitive des fleurs (*Gn. Gnemon*, *neglectum*, *scandens*, *latifolium*, *funiculare* et *Ula*) l'autre, probablement dérivé du précédent, chez lequel les fleurs sont généralement plus réduites (*Gn. Rumphianum*, *ovalifolium*, *verrucosum* et probablement *costatum* Schumann). C'est vraisemblablement au premier type qu'appartiennent les *Gnetum* africains et américains, ainsi que la plupart de ceux de l'Asie australe. Ceux du deuxième sont limités aux Moluques, à la Nouvelle-Guinée et au nord de l'Australie.

Dans la fleur mâle du deuxième type il n'existe qu'une seule anthère et un seul faisceau vasculaire. De même dans l'enveloppe externe de la fleur femelle avortée du *Gn. Rumphianum* le système vasculaire peut manquer totalement. Par contre l'appareil sclérenchymateux est en général plus développé dans le deuxième type.

Après une étude attentive consacrée au pollen, à la fécondation et aux conséquences de cette fécondation, Karsten conclut, page 379, que ces recherches « peut-être plus encore que les précédentes » rapprochent la manière d'être des *Gnetum* de celle des *Casuarina*.

Par Baillon (1894, 4) le périanthe et l'androcée des fleurs mâles des Gnétales sont à peu près compris de la même façon que par Hooker (43); mais avec Strasburger (88, 1872) ce botaniste considère l'appareil stigmatifère du *Tumboa* (*Welwitschia*) comme un ovaire renfermant un nucelle nu et comme

comparable en cela à la fleur des Conifères telle qu'il la comprend. C'est du reste de la même façon, contrairement au botaniste allemand, qu'il interprète le nucelle et son enveloppe prolongée en col dans les fleurs femelles, les pièces inférieures y représentant probablement un périanthe comme dans la fleur mâle ; cet ovaire est bidenté au sommet.

En résumé, les fleurs des Gnétacées sont comparables à celles des Conifères qui leur sont certainement plus voisines que celles de tout autre groupe. Toutefois ces fleurs sont plus parfaites puisque les bractées inférieures y prennent l'aspect d'un périanthe. D'autre part, Baillon fait remarquer l'analogie de la fleur mâle du *Tumboa* (*Welwitschia*) avec les fleurs hermaphrodites des Polygonées.

L'opinion de Jaccard (1894, **44**) sur la fleur femelle des *Ephedra*, le seul genre étudié par lui, rappelle surtout la première opinion de Strasburger (**88**) ; contrairement à celle de Van Tieghem (**95**, **97**), il continue à croire que l'ovule est d'origine axile. Quant à l'enveloppe externe, bien que l'admettant formée par deux bractées concrescentes, il ne va pas jusqu'à la comparer morphologiquement à un ovaire.

Dans la fleur mâle, il admet avec Hooker que la colonne anthérifère est staminale.

Puis, dans des conclusions tout à fait remarquables mais un peu imprévues en raison des prémisses, il rapproche davantage l'*Ephedra* des Angiospermes que ne l'avaient fait la plupart de ses devanciers : « Considéré comme nous l'avons fait, écrit-il page 13, l'*Ephedra* représenterait un essai d'Angiospermie spécial aux Phanérogames inférieures, qui aurait persisté comme type indépendant, plutôt qu'une forme ancestrale d'où seraient dérivées les Angiospermes actuelles. »

Boodle et Worsdell, dans une étude anatomique des Casuarinées (1894, **13**), signalent incidemment que chez le *Gnetum* il existe deux sortes de vaisseaux, les uns situés « dans le bois primaire et dans la partie intérieure du bois secondaire » sur lesquels les ponctuations sont scalariformes, les autres situés dans le bois secondaire ultérieur et qui n'ont que des ponctuations simples. Du reste les Gnétacées n'ont pas de rapport avec les Casuarinées.

Le mémoire de THIBOUT (1896, **93**) ne porte que sur les fleurs mâles, et, même, il ne les étudie qu'au point de vue anatomique; mais, à ce point de vue spécial, il est peut-être le meilleur de tous ceux publiés jusqu'à ce jour.

La fleur mâle des Gnétacées est un bourgeon axillaire pourvu de plusieurs verticilles décussés. Chez le *Welwitschia* le verticille inférieur y est formé de deux bractées membraneuses libres. Le deuxième, situé dans le plan médian, forme une enveloppe grâce à la coalescence de ses deux bractées également membraneuses, mais dont cependant l'externe reçoit parfois dans sa base un très petit faisceau médian. Ce deuxième verticille existe seul chez l'*Ephedra* où il est entièrement membraneux et chez le *Gnetum* où il renferme soit un seul faisceau soit deux faisceaux côte à côte.

Quant au troisième verticille, dans tous les cas il constitue l'androcée qui partout n'est formé que de deux étamines situées dans le plan transversal, ainsi que l'avaient déjà admis MAC NAB (**66**) et BERTRAND (**10**) pour le *Welwitschia*, BECCARI (**6**) pour le *Gnetum* et STRASBURGER (**89**) pour toutes les Gnétacées. Les deux étamines du *Welwitschia* sont connées en un tube et chacune trilobée au sommet; les groupes de sacs polliniques qui occupent l'extrémité de chacun de ces lobes sont des *sores triloculaires*. Chaque étamine ne reçoit de l'axe floral qu'un seul faisceau, mais ce dernier se trichotomise et fournit ainsi les trois cordons vasculaires qui desservent les trois lobes et les trois sores (1). La même disposition se rencontre chez l'*Ephedra* et le *Gnetum*, à cela près 1° que les deux étamines y sont coalescentes en une colonne pleine plus ou moins longuement bifide au sommet, 2° que les sores y sont au nombre de 2-8 et biloculaires (*Ephedra*) ou de 2 et uniloculaires (*Gnetum*). Chez l'*Ephedra* l'unique faisceau que reçoit chaque étamine subit encore un nombre de divisions en rapport avec le nombre (1 à 4) de ses sores, tandis que chez le *Gnetum* il reste simple, ce qui correspond au sore terminal unique (et uniloculaire).

Nous venons de le dire, pour THIBOUT les groupements de

(1) Malheureusement THIBOUT, se bornant strictement à l'étude de l'appareil mâle, ne dit rien de l'organe stigmatifère qui termine cette fleur mâle du *Welwitschia*, sinon qu'il le considère comme le tégument d'un ovule avorté.

sacs polliniques représentent non des anthères mais bien des sores comparables à ceux des Cycadées. Toutefois ils diffèrent de ces derniers et des sacs des Conifères en ce qu'ils sont *terminaux* et desservis *directement* par les faisceaux ligneux de l'étamine et non par des diverticules de son système vasculaire. Du reste l'étamine ne possède jamais d'écusson comme celle des Conifères. Enfin la structure des sacs eux-mêmes diffère de celle des autres Gymnospermes par l'absence de zone d'épaississement dans leur assise élastique et par la sinuosité des parois latérales de cette assise vue de l'extérieur.

« Les Gnétacées s'écartent des deux groupes précédents (Cycadées et Conifères) et constituent des formes aberrantes parmi les Gymnospermes actuelles (p. 242) ».

Les étamines des Gnétacées rappellent celles des Cordaïtées, chez lesquelles les sacs polliniques sont également terminaux quoique de forme différente.

Lotsy (1899, **65**) fait un excellent résumé des travaux antérieurs sur les fleurs et inflorescences du *Gnetum*. Ses propres recherches l'amènent ensuite généralement à confirmer les descriptions morphologiques de Strasburger, Beccari et Karsten. Toutefois, en ce qui concerne les fleurs femelles du *Gnetum* et de l'*Ephedra*, se basant sur la présence dans les deux enveloppes externes du *Gnetum* d'un système vasculaire qui manque dans l'enveloppe interne, il apporte une interprétation différente. Pour lui l'ovule, dont le nucelle est encore formé par la transformation directe du sommet de l'axe floral, est toujours unitégumenté. C'est le périanthe qui, chez l'*Ephedra*, est représenté par le seul verticille sous-jacent et, chez le *Gnetum*, par les deux verticilles inférieurs. Il ajoute même que, par suite, les fleurs avortées des épis androgynes du *Gnetum* sont construites sur le même type que celles de l'*Ephedra*.

Quant aux fleurs mâles du *Gnetum*, malgré leur grand nombre dans l'aisselle d'une même bractée, il est impossible de douter de leur homologie complète avec celles de l'*Ephedra*. Du reste, pour Lotsy comme pour Eichler et Strasburger, c'est le sommet de l'axe floral qui en s'allongeant produit la colonne anthérifère.

La comparaison établie par Beccari du bourgeon femelle

du *Gnetum* avec le bourgeon mâle du *Welwitschia* paraît excessivement hasardée à Lotsy et il ne lui semble plus admissible que l'enveloppe stérile externe du premier puisse être comparée au verticille fertile (staminal) du deuxième.

Après une étude embryogénique très soignée et très détaillé, Lotsy conclut, p. 100, en considérant « les Gnétacées comme équivalentes des Gymnospermes et des Angiospermes réunies et se développant parallèlement à elles avec une origine totalement indépendante ». Un tableau phylétique qui accompagne cette conclusion hardie, montre que pour le botaniste hollandais l'indépendance du rameau gnétacéen aurait pris naissance à partir des Ptéridophytes hétérosporées. « L'appareil sexuel des Gnétoïdées, ajoute-t-il, est beaucoup plus réduit que celui des Angiospermes ». Parmi les Gnétacées, les Ephédroïdées seraient les plus primitives, les plus comparables aux Gymnospermes, les Gnétoïdées étant les plus récentes, les plus modifiées, et les Welwitschioïdées étant intermédiaires. Ces dernières conclusions sont spécialement appuyées sur l'étude du développement du sac embryonnaire.

Dans une note préliminaire (1901, **101**) consacrée aux fleurs hermaphrodites de certains *Cycadeoidea* (*Bennettites*), Wieland (p. 426) assimile dans une certaine mesure la réunion de leurs organes mâles et femelles à l'organisation florale du *Welwitschia mirabilis* qu'il considère comme une plante gymnosperme, en même temps du reste qu'à celle des Magnoliacées et en particulier à celle du *Liriodendron*.

Au cours d'un premier mémoire entièrement consacré à l'étude du système vasculaire dans les inflorescences et les fleurs des Gnétacées (1901, **105**) Worsdell signale des traces certaines de bois centripète dans les bractées d'inflorescence de l'*Ephedra altissima* et des traces probables dans celles du *Welwitschia*, en même temps que l'existence générale d'un tissu de transfusion latéral. Dans les axes d'inflorescences du *Welwitschia* et, d'après Strasburger, sous l'insertion des fleurs il existe extérieurement à la couronne normale des systèmes de faisceaux qui doivent être comparés aux formations analogues des Médullosées et aux cylindres extérieurs des Cycadées. Toutes

ces particularités correspondent à des restes de structure ancestrale.

Dans les sporophylles, dont la symétrie lui paraît radiée, les faisceaux ont la structure concentrique ; c'est là encore une disposition primitive qui rappelle celle observée chez les Bennettitées et qui se retrouve chez le *Ginkgo*.

L'année suivante, Worsdell (**106**), dans une note consacrée aux téguments ovulaires en général, admet, de même que Hooker, que l'enveloppe externe de la fleur femelle du *Gnetum* et de l'*Ephedra* représente un périanthe à l'intérieur duquel se trouve un ovule uni ou bi-tégumenté.

Dans sa belle étude du sac embryonnaire des Juglandées (1902, **49**) Karsten signale de remarquables ressemblances entre son histoire et celle de celui des Gnétacées.

Lignier (1903, **57**) adopte, relativement à la fleur mâle des Gnétacées, l'opinion de Bertrand et de Thibout. Dans la fleur femelle il assimile, encore avec Bertrand, l'enveloppe interne à l'appareil stigmatifère mâle et l'enveloppe externe ailée au verticille staminal. Dans celle du *Gnetum* les deux enveloppes externes sont, de même, des téguments supplémentaires formés par des verticilles de bractées connées. L'enveloppe externe de l'*Ephedra* correspond à celle du *Welwitschia* et à l'enveloppe moyenne du *Gnetum*, mais elle est formée de trois bractées au lieu de deux. Chez l'*Ephedra altissima* l'unique fleur est, ainsi que le pensait Van Tieghem, axillaire comme dans les autres espèces ; ce n'est que grâce à l'atrophie de la deuxième fleur qu'elle paraît terminer l'axe du chaton.

Pour Lignier, comme pour Van Tieghem, l'ovule est d'origine foliaire. Toutefois il ne le croit pas dépendant du dernier verticille transformé en tégument propre. Il appartiendrait à une feuille axillaire de l'une des bractées de ce verticille, laquelle feuille aurait disparu, ne laissant subsister que l'ovule réduit lui-même au nucelle.

A la suite de Bertrand et de Thibout, Lignier admet encore les rapports des Gnétacées avec les Cordaïtées. Il conclut en disant que « le type si complexe de la fleur femelle des Gnétacées ne peut être considéré comme un terme de passage entre la Gymnospermie (les Conifères) et l'Angiospermie », puis,

constatant certaines analogies entre les fleurs des Gnétacées et celles de certaines Apétales, il ajoute qu'il y a lieu de se poser les questions suivantes : « Les Angiospermes proviennent-elles toutes d'une souche unique? Ne pourraient-elles dériver, les unes, d'ancêtres comparables aux Gnétacées, et, les autres, d'ancêtres se rapprochant davantage des Cycadées, les premières à fleurs complexes, les secondes à fleurs simples? »

A plusieurs reprises et d'une façon bien suggestive Hallier s'est occupé de la généalogie des plantes ; il l'avait fait dans un premier mémoire en 1901 (32) ; il y revient à plusieurs reprises en 1903 en particulier dans un mémoire plus général (33). Dans ce dernier il affirme de nouveau que toutes les Angiospermes dérivent des Cycadacées par l'intermédiaire des Bennettitacées et des Polycarpicées. A propos des Gnétacées il émet sur la position systématique de cette famille les remarquables appréciations suivantes (p. 10) : « En raison de leurs inflorescences nettement développées en chatons, de leurs fleurs déjà fortement réduites et évidemment dérivées, ainsi que l'indique la fleur mâle du *Welwitschia*, elles descendent non des Ptéridophytes hétérosporées ni des Gymnospermes diclines, mais des Dicotylédones hermaphrodites.... Les Gnétacées doivent être retirées des Gymnospermes et reportées parmi les Dicotylédones dont elles constituent un type fortement réduit ». Plus loin (p. 11) il ajoute qu'il y aurait lieu de se demander « si elles ne sont pas le dernier représentant réduit de quelque groupe angiosperme ».

Dans le résumé de ce mémoire (p. 105, 17°) Hallier conclut : « A cause de leur bois pourvu de vaisseaux comme celui des Dicotylédones, des cinq régions ovulifères du *Gnetum* fondues en une éminence placentaire unique (pour Hallier en effet le mamelon nucellaire représente une colonne placentaire axiale comparable à celles des Santalacées, mais courte et réduite à un seul ovule), etc., les Gnétacées sont parentes des Loranthacées et des Santalacées ; cependant l'*Ephedra* l'est peut-être des genres hamamélidacéens *Casuarina* et *Myrothamnus* ».

De semblables opinions se retrouveront jusqu'en 1906 dans les divers travaux du même auteur (34, 35, 36, 37, 38).

Coulter et Chamberlain (1903, 23) combattent (p. 112 et suivantes) l'opinion d'après laquelle le périanthe de la fleur des

Gnétacées et les gros vaisseaux de leur bois secondaire devraient faire classer ces plantes parmi les Angiospermes. Le périanthe n'est probablement équivalent ni à celui des Angiospermes ni aux bractées des Gymnospermes ; les vaisseaux ne sont en somme que des trachéides élargies. Chez le *Gnetum* et le *Tumboa* (*Welwitschia*) il se produit dans la tige une succession de cambiums corticaux qui rappelle ce qui existe chez les Cycadées. En somme, c'est plutôt des Gymnospermes que les Gnétacées se rapprochent et elles n'ont pas donné naissance aux Angiospermes.

Dans les fleurs mâles de l'*Ephedra* et du *Gnetum* la colonne anthérifère représente l'axe floral simple ou ramifié portant à son extrémité des sporanges qui semblent être caulinaires (p. 119-120). Sur celle du *Tumboa* l'androcée est constitué par 6 (rarement 5 ou 4) étamines monadelphes avec groupes terminaux de 3 sporanges ; l'appareil terminal est un ovule avorté.

Les fleurs femelles du *Gnetum* et de l'*Ephedra* ont toutes deux un périanthe formé de deux bractées connées, entourant un ovule unitégumenté de nature axile. Relativement à celle du *Gnetum* les auteurs ne font que rappeler les principales opinions antérieures sans se prononcer. Cependant l'interprétation de Beccari (**6**) leur semble quelque peu fantaisiste, surtout son assimilation de l'enveloppe moyenne des fleurs femelles au verticille mâle du *Welwitschia*.

Dans le deuxième volume du même ouvrage, entièrement consacré à la morphologie des Angiospermes, ces auteurs font à diverses reprises (pp. 90, 91, 283) remarquer les grandes ressemblances qu'offrent les sacs embryonnaires des *Gnetum*, des *Juglans* et des *Peperomia* dans leurs stades successifs. Ils rappellent également l'existence de vaisseaux dans le bois des Gnétales, leurs feuilles rappelant celles des Dicotylédones et peut-être la présence d'un périanthe. Cependant ils ne peuvent se décider à mettre les Gnétales à la base des Angiospermes. Ce ne sont (pp. 330 et 331) que les plus hautes des Gymnospermes qui ont avancé leurs appareils reproducteurs vers l'organisation de vraies fleurs et qui ont simultanément réduit leur tissu prothallien femelle avant la fécondation. Elles

forment une ligne de descendance parallèle à celle des Angiospermes, celles-ci étant plutôt d'origine ptéridophytique.

Von Wettstein (1903, **100**) reprend l'opinion de Hooker (**43**) en ce qui concerne la fleur mâle du *Welwitschia* et la première de Strasburger (**88**, 1872) relativement à la fleur femelle. Pour lui qui, avec Eichler et Engler, admet la formation de la fleur angiospermique par complication progressive, l'*Ephedra* (et le *Casuarina*) sont des termes de passage entre les Gymnospermes et les Polypétales (p. 100 et 203).

Senn (1904, **85**), reprenant les études philogéniques faites par Hallier, admet avec Celakowsky que les Gymnospermes ont eu des ancêtres à fleurs hermaphrodites « parce que la fleur mâle du *Welwitschia* offre encore des traces d'un organe femelle ». Cela ne veut du reste pas dire que l'ancêtre des Gnétacées ait été le même que celui des Cycadées et des Conifères ; on manque de données à ce sujet. Les feuilles des *Gnetum* et l'existence de vrais vaisseaux ligneux prouvent que les Gnétacées sont proches parentes des Dicotylédones; mais elles sont très réduites ainsi que le démontrent nettement le carpelle stérile de la fleur mâle du *Welwitschia* et l'absence d'archégones chez le *Welwitschia* et le *Gnetum*. En somme « il n'est pas impossible que les Gnétacées, ou du moins le *Gnetum* et le *Welwitschia*, doivent être rattachées quelque part aux Dicotylédones ».

D'après Land (1904, 1907, **52**, **53**), bien qu'il n'y ait aucune preuve que les Gnétales dérivent d'un groupe vivant ou lui soient directement rattachées, elles semblent être plus proches des Coniférales que de tout autre groupe, et en particulier des Taxacées (les *Ephedra* surtout ont beaucoup de points communs avec elles). Elles possèdent une chambre pollinique et des archégones bien caractérisés. Leurs oosphères fécondées fournissent des proembryons qui se développent à la façon de ceux des Coniférales. Leurs grains de pollen renferment deux cellules prothaliennes. Land admet, d'autre part, que les étamines sont entourées, à la base, d'un périanthe et que l'ovule possède deux téguments. Dans le cas de l'*Ephedra trifurca* le tégument extérieur est desservi par quatre faisceaux (**53**, p. 280) et est formé de quatre feuilles (**52**, p. 14), le tégument

intérieur ne renferme que deux feuilles (**52**, p. 14) dans chacune desquelles pénètre un faisceau (**53**, p. 280).

« Les Gnétales, en tant que groupe, semblent avoir conservé les caractères primitifs du gamétophyte mâle et en même temps avoir acquis un haut degré de spécialisation de l'appareil femelle (**53**, p. 283) ». Elles « doivent être regardées comme un groupe moderne et il est d'un grand intérêt théorique de constater que les Angiospermes peuvent être dérivées d'elles (p. 289) ».

Dans son étude sur le sac embryonnaire du *Drymis Winteri*, Strasburger (1905, **90**) est amené à repousser l'opinion de Hallier d'après laquelle les Magnoliacées auraient été intermédiaires entre les Gymnospermes et les Angiospermes, et il conçoit difficilement que les Gnétacées puissent être retirées des Gymnospermes pour être placées à côté des Loranthacées, Myzodendrées et Santalacées.

Nicotra (1905, **71**), dans une discussion sur l'origine polyphylétique des Phanérogames basée sur l'unisexualité et la bisexualité de leurs fleurs, rappelle que l'unisexualité de celles des Gnétacées est secondaire et qu'elle est dérivée d'une bisexualité qui a dû exister chez des Prognétacées encore inconnues. Il conclut en outre que le phylum des Gnétacées, qui est « gymnosperme et axosperme », et celui des Angiospermes, qui est « pleurosperme et angiosperme », descendent d'un tronc commum « gymnosperme, pleurosperme et monocline ». Malgré Delpino, les Gnétacées ne peuvent dériver des Cycadées.

Pearson (1906, **73**), dans une première étude du *Welwitschia* surtout consacrée au développement des spores, admet sans discussion que les étamines n'y forment qu'un seul verticille de deux sporophylles transversaux. Dans la fleur femelle il existe un ovule unitégumenté et une enveloppe externe. Le tégument apparaît comme un bourrelet circulaire uniforme, qui devient ensuite « légèrement lobé dans le plan antéro-postérieur, chaque lobe s'incisant ultérieurement ». De ses recherches sur les tissus sporogènes Pearson conclut que l'*Ephedra* a, plus que les deux autres genres, des affinités gymnospermiques. Le *Welwitschia* et le *Gnetum Gnemon* offrent plus de tendance vers la Siphonogamie et le premier

plus encore que le second, de telle sorte qu'il ne peut plus être placé dans l'énorme hiatus qui sépare le *Gnetum Gnemon* de l'*Ephedra*.

Dans son grand ouvrage sur les Cycadées fossiles américaines (1906, **102**) WIELAND revient sur la comparaison antérieurement faite (**101**) entre la fleur hermaphrodite des *Cycadeoidea* (*Bennettites*) et celle du *W. mirabilis*. Bien que (p. 230) il considère leur assimilation comme bien peu probable, cependant (p. 245) il affirme de nouveau qu'il ne voit pas « un hiatus infranchissable entre le disque staminal des *Cycadeoidea* et celui du *Welwitschia* ». En somme, malgré sa tendance à rétablir un tel rapprochement, il se montre hésitant.

Dans ses *Principes de Botanique* (1907 et 1911, **19**) CHODAT sépare nettement les Gnétacées des Gymnospermes et crée pour elles une nouvelle classe, celle des Sacovulées, dans laquelles les semences au lieu d'être nues comme chez les Gymnospermes, sont « entourées par une enveloppe formée de deux feuilles concrescentes qui cependant restent libres au sommet » ; cette enveloppe est un ovaire sans stigmate. Dans la fleur mâle, CHODAT admet le groupement des étamines par 2 à 8.

En 1907 HALLIER, qui jusque-là avait rangé les Gnétacées parmi les Angiospermes, au voisinage des Santalacées, abandonne cette opinion (**39**). Il les remet parmi les Gymnospermes, non loin des Cordaïtées, à côté des Conifères, ne leur reconnaissant plus, ainsi qu'à ces dernières, qu'une tendance vers l'Angiospermie.

C'est cette opinion qu'il défend de nouveau l'année suivante (**40**). Il affirme même alors que « les Gnétacées à allure, il est vrai, fortement dicotylédone, mais qui cependant appartiennent aux Gymnospermes et aux Conifères,... ne viennent pas, en raison de leur énorme réduction, représenter un anneau entre les Angiospermes et les Gymnospermes ». Cette nouvelle opinion, il la conservera jusqu'au début de 1911 (**41**), pour revenir alors à la première (1).

(1) D'après une nouvelle lettre, HALLIER semble vouloir revenir à cette opinion de 1907 (*Note ajoutée pendant l'impression*).

Dans un premier mémoire (1907, **2**) Arber et Parkin, après avoir repoussé le rapprochement établi par Hallier entre les Gnétacées et les Loranthacées, déclarent que l'étude des Gnétacées ne peut servir à faire comprendre la phylogénie des Angiospermes. Puis, l'année suivante, ils développent leur pensée dans un mémoire spécial (**3**). Dans ce deuxième mémoire, fortement empreint des idées générales de Hallier sur l'évolution de l'appareil floral entre les Gymnospermes et les Angiospermes, ils n'apportent aucun fait nouveau relativement aux Gnétales, mais ils présentent des aperçus originaux sur la façon dont il faut comprendre leurs fleurs et leurs inflorescences, de même que sur la position systématique de la famille.

En ce qui concerne l'organisation de la fleur femelle elle-même, Arber et Parkin acceptent l'interprétation de Hooker (**43**) ; pour l'androcée, sans vouloir se prononcer d'une façon absolue, ils tendraient plutôt à suivre celle de Thibout (**93**).

Examinant ensuite la manière d'être de la fleur et des inflorescences à la lueur de leur théorie du strobile (**2**), ils constatent que les strobiles (fleurs) primitivement bisexués des Gnétacées se sont agglomérés en grand nombre en même temps que, comme l'avaient pensé de Saporta et Marion (**81**), ils se réduisirent même jusqu'à devenir unisexués et qu'en cela ils ressemblent à ceux des Amentacées. On ne peut cependant pas, ajoutent-ils, les assimiler à ces derniers. Ceux-ci, en effet, se terminent par un macrosporophylle (carpelle) organisé pour recueillir le pollen, tandis que chez les Gnétacées le macrosporophylle s'est réduit jusqu'à disparaître totalement, d'où est résulté pour l'ovule la nécessité d'organiser son tégument en vue de cette fonction. En réalité les Amentacées et les Gnétales ont un ancêtre commun, la plante hypothétique dite hémiangiosperme (à fleurs isolées, pourvues d'un périanthe bien développé, et amphisporangiées, les macrosporophylles étant groupés au sommet et porteurs d'ovules marginaux à la façon de ceux des Cycadées). A partir de cet ancêtre commun elles se sont différenciées parallèlement et, tandis que les Amentacées arrivaient au type Euanthostrobile (à carpelles fermés et collecteurs du pollen), les Gnétacées s'arrêtaient au type Proantho-

strobile (à carpelles ouverts et non collecteurs du pollen). D'autre part, les Gnétacées sont polyphylétiques.

Miss Sargant (1908, **82**, p. 146) admet également que les Gnétacées (ainsi que les Bennettitées) « approchent des Angiospermes ».

Pour Coulter (1908, **20**) l'ovule du *Gnetum* est tritégumenté, et, comme l'avait pensé Strasburger en 1875 (**89**), ses trois téguments doivent être assimilés à l'unique tégument des Cycadophytes, Ginkgoales et Coniférales. Ils y seraient représentés respectivement par la couche parenchymateuse externe, la couche moyenne scléreuse et la couche parenchymateuse interne.

Pour Lignier (1908, **59**) les Gnétacées ne sont probablement pas des Gymnospermes. Elles appartiennent plus vraisemblablement, comme groupe aberrant, à l'hémiangiospermie d'Arber et Parkin.

Dans un second mémoire (1908, **74**) qui vient d'une façon remarquable compléter le premier (**73**) surtout en ce qui concerne les faits si curieux dont, chez le *Welwitschia*, s'accompagne la germination de la macrospore, la formation de l'endosperme et la fécondation, Pearson admet que, dans les fleurs mâle et femelle, l'ovule représente un bourgeon dans lequel le nucelle est caulinaire et dont le tégument stigmatifère est, au début, bilobé dans le plan médian. D'autre part, concevant, contrairement à Wieland, l'appareil reproducteur des Bennettitées comme une inflorescence et non comme une fleur, il assimile ensemble (p. 338) 1° cet appareil des Bennettitées, 2° le cône femelle du *Welwitschia*, 3° sa fleur mâle, 4° la fleur hermaphrodite de certaines Angiospermes. Le cône femelle du *Welwitschia* ne diffère véritablement du fruit des Bennettitées que par l'absence du verticille mâle, par sa symétrie opposée et parce qu'à chaque bractée correspond un ovule. La fleur mâle, qui, elle, possède encore le verticille staminal de l'inflorescence des Bennettitées, en diffère de même encore par sa symétrie opposée et aussi par une extrême réduction ; grâce à cette dernière, toutes les bractées interséminales ont disparu et de tous les ovules il n'en subsiste qu'un seul. Comparée à cette fleur mâle du *Welwitschia*, la fleur hermaphro-

dite des Angiospermes montre la persistance d'un nombre variable d'écailles interséminales, la transformation de celles-ci en carpelles clos et la bitégumentation de l'ovule. De toutes ces comparaisons il résulte (p. 339) que, si l'ovaire est représenté dans le cône femelle du *Welwitschia*, c'est par les bractées axillantes des ovules.

Les Gnétales actuelles (p. 385) forment un ensemble d'une ancienneté indiscutable.

Parmi les Gnétales il y lieu de distinguer deux groupes : les Ephédroïdes et les Gnétoïdes (*Gnetum* et *Welwitschia*). Cette division, basée sur la connaissance des faits consécutifs de la germination de la macrospore, établit entre les deux groupes la limite qui sépare la Gymnospermie de l'Angiospermie, les Ephédroïdes se rattachant à la première et les Gnétoïdes allant vers la seconde, en particulier vers les *Peperomia*, *Penæa* et *Juglans*. « Les Angiospermes et les Gnétoïdes sont dérivées d'un même tronc généalogique compris au sens large (p. 386). Il est cependant improbable que les deux groupes soient sur une même ligne de descendance. Le *Gnetum* et le *Welwitschia* sont plutôt les derniers représentants d'une race qui se sépara du tronc angiospermique principal avant le remplacement du prothalle intrasporique par le trophophyte (endosperme formé par la fusion de gamètes dégénérés) ».

D'après Coulter (1909, **21**) « la parenté des Gnétales est tout à fait obscure... Il y a beaucoup de raisons pour penser qu'elles dérivent des Cupressinées ». Il y a relation évidente entre le strobile staminal composé tel qu'il existe chez l'*Ephedra* et le *Tumboa* (*Welwitschia*) et la courte branche foliée qui, par exemple, chez le *Torreya*, porte les strobiles mâles simples et axillaires. De même que chez les Taxées, il y a, chez le *Gnetum*, tendance à composer les branches strobilifères mâles. Par leur strobile femelle composé les Gnétacées se rapprochent cependant davantage des Cordaïtées que des Conifères. Les Gnétacées sont donc des Gymnospermes, mais beaucoup de particularités montrent qu'elles ont une tendance à évoluer vers l'Angiospermie : leurs gros vaisseaux ligneux, l'élimination des archégones dans deux des genres, la réduction de l'endosperme, la réduction du proembryon, etc.

Coulter (p. 89), en ce qui concerne les étamines de l'*Ephedra* et du *Gnetum*, reprend de nouveau (voir **20**) la théorie de la colonne anthérifère ayant valeur d'axe. Il maintient de même (p. 91) que les deux téguments de l'ovule correspondent au tégument unique des autres Gymnospermes, en particulier à celui des Cycadées qui est pourvu de deux rangs de faisceaux. La chambre pollinique est non primitive mais secondaire : c'est une réapparition.

Dans la deuxième édition de ses *Studies* (1909, **83**) Scott examine les rapprochements faits par d'autres botanistes entre les Gnétacées, d'une part, et, d'autre part, soit les Cordaïtées soit les Bennettitées. Par une comparaison attentive des *Cordaianthus* mâles et femelles avec les organes correspondants des Gnétacées, il se trouve amené à conclure (vol. II, p. 546) que leurs « analogies avec les Gnétacées semblent être de peu de valeur » et (p. 553) il ajoute : « Il est probable que les affinités des Gnétacées se trouvent... du côté des Bennettitées mésozoïques ». En somme, c'est, il le dit expressément, l'opinion de Wieland et celle d'Arber et Parkin qu'adopte le savant paléobotaniste anglais.

Par ses belles études sur les Bennettitales, Nathorst (1909, **69**, **70**) a été, lui aussi, amené à penser que certaines Bennettitales menaient aux Angiospermes. Mais il ne parle pas des Gnétales.

A l'exemple de Wettstein, Porsch (1910, **75**), se basant sur l'existence d'inflorescences androgynes chez l'*Ephedra campylopoda*, admet que la fleur des Angiospermes est constituée par la complication de la fleur des Gymnospermes et que les Gnétacées marquent le début de cette complication. Pour lui « l'*Ephedra* reste la clef de la phylogénie des Angiospermes ».

Le système vasculaire des inflorescences et des fleurs mâles et femelles du *Welwitschia* a fait l'objet d'une étude très détaillée de Miss Sykes (1910, **91**). Malheureusement les fleurs observées par elle étaient relativement jeunes.

En ce qui concerne la valeur morphologique du tube staminal il est assez difficile de se rendre compte exactement de l'opinion de l'auteur ; mais il n'en est plus de même en ce qui concerne l'ovule. Ce dernier est bitégumenté et, s'il se montre unitégu-

menté dans la fleur mâle, c'est par avortement du tégument interne, l'unique tégument stigmatifère y correspondant au tégument ailé de la fleur femelle et y recevant comme lui deux faisceaux latéraux (p. 208 et p. 221). Dans l'ovule de la fleur femelle les deux téguments sont libres l'un de l'autre et également vascularisés, car, si les faisceaux qui se dirigent vers le tégument interne n'y pénètrent pas, c'est uniquement par réduction. Cet ovule est par suite comparable au *Lagenostoma*. Il paraît dériver de celui d'un groupe ancestral duquel sont également descendues les Cycadées, les Bennettitales et les Angiospermes, de telle sorte qu'il offre une grande ressemblance avec ceux de ces trois groupes, comme d'ailleurs avec les *Cordaicarpus* (Cordaïtées). Il ne diffère de celui des Cycadées et de celui des Cordaïtées que par la non-concrescence des deux téguments, de celui des Bennettitales que par la brièveté de son pédoncule et de ceux de la plupart des Angiospermes que par la persistance de la vascularisation. Contrairement à celui des Cycadées et à celui des Angiospermes, il a pris l'aspect caulinaire, bien qu'à l'origine il ait vraisemblablement été foliaire, lui aussi. Les Ranales, qui sont les plus inférieures des Angiospermes, se rapprochent plus des Bennettitales que des Gnétales.

Les fleurs du *Welwitschia* sont rigoureusement comparables d'un sexe à l'autre et il n'est nullement nécessaire d'admettre qu'elles sont dérivées d'une fleur hermaphrodite (p. 208). De même, il n'y a aucune évidence que les bractées non vascularisées de la fleur mâle soient dérivées des bractées ordinaires. Ces fleurs mâles et femelles n'appartiennent pas à des bourgeons axillaires, elle ne sont en réalité que des dépendances des bractées axillantes dont les régions sorifères marginales se sont recourbées vers l'intérieur et soudées comme dans un épi d'Ophioglosse. Dans la fleur mâle, qui porte un ovule au-dessus du niveau des microsporanges, cette partie sorifère dérive probablement d'une feuille antérieurement bisporangiée. Ainsi comprises, les bractées axillantes des fleurs correspondent aux feuilles fertiles des Cycadées, aux écailles interséminales (dont certaines sont probablement stériles) des Bennettitées et aux carpelles des Angiospermes.

Par la structure des faisceaux dans ses axes d'inflorescence le *Welwitschia* se rattache peut-être aux Cycadées, au *Colpoxylon* et aux Médullosées ; par le mode de ramification de ces axes il tient aussi au *Williamsonia angustifolia*, c'est-à dire aux Bennettitales, mais avec quelque doute.

Parmi les Gnétales le *Welwitschia* se sépare nettement du *Gnetum* et de l'*Ephedra* ; ce dernier est le plus primitif de tous.

Dans son deuxième mémoire (1910, **92**) consacré à l'étude anatomique de la germination du *Welwitschia*, Miss Sykes émet l'opinion (p. 350) que les stèles concentriques qui accompagnent les quatre faisceaux cotylédonaires, sont comparables aux stèles concentriques des germinations de quelques Cycadées, à celles anormales signalées chez l'*Araucaria Bidwillii* et enfin aux stèles des Médullosées.

Dans leur *Morphology of Gymnosperms* (1910, **24**) Coulter et Chamberlain reprennent la plupart des conclusions émises par eux en 1903 (**23**) relativement à la parenté des Gnétales et à la valeur morphologique de leurs appareils reproducteurs : elles offrent un certain nombre de caractères angiospermiques et le *Gnetum* peut même (p. 370), « sauf en ce qui concerne le fruit, être pris pour une Dicotylédone » ; elles ne mènent cependant pas aux Angiospermes; elles forment un groupe gymnospermique développé parallèlement aux Angiospermes et qui semble devoir être rattaché aux Cupressinées (p. 411). Ces auteurs ajoutent cependant (p. 369), que les données de l'anatomie vasculaire suggèrent pour les Gnétales l'idée qu'elles forment un groupe « détaché des Fougères plus tardivement que les autres groupes gymnospermiques ».

Les caractères communs aux trois genres sont « les strobiles composés (aussi bien les mâles que les femelles) qui ressemblent à des inflorescences dans lesquelles les strobiles simples et axillaires ressemblent à des fleurs », le tube micropylaire prolongé, les feuilles opposées, l'embryon dicotylédoné, les vrais vaisseaux et l'absence de canaux résinifères.

Pour eux, comme pour Land, le tégument intérieur de l'*Ephedra* (p. 378) est évidemment constitué par deux membres fusionnés et vascularisés ; le tégument extérieur l'est par quatre membres et ils comparent l'origine de ces téguments

à celle de celui du *Physostoma*. L'enveloppe extérieure du *Gnetum* (p. 381) correspond indubitablement à ce qu'on appelle le périanthe' des Gnétales ; l'envelope moyenne n'est qu'une expansion de l'enveloppe interne.

Des trois genres (p. 402), l'*Ephedra* est le plus ancien ; les deux autres ont plus de connexion entre eux qu'avec lui.

Les fleurs des Gnétales dérivent d'une fleur bisporangiée. L'embryon des Gnétales (p. 430) ressemble remarquablement à celui du *Ginkgo* par la réduction bipolaire du faisceau de sa racine principale.

Nous-mêmes dans une note préliminaire (1911, **63**) et en nous basant surtout sur l'étude du parcours des faisceaux, nous avons montré que la fleur des Gnétales « comprend un axe axillaire d'une bractée mère et portant quatre verticilles successifs » alternants. Seule la fleur mâle du *Welwitschia* offre encore l'organisation complète ; dans les autres il s'est produit des réductions par atrophie d'un ou de plusieurs verticilles. De ces quatre verticilles, le troisième est staminal, le quatrième forme un ovaire clos et stigmatifère à l'intérieur duquel se trouve un ovule unique, orthotrope, basilaire et réduit au nucelle.

En somme « les Gnétales sont donc nettement des Angiospermes » ; « elles appartiennent à une branche latérale née sur la base du tronc angiospermique » et sur laquelle les fleurs groupées en inflorescences complexes, sont remarquablement réduites. « A ce point de vue elles rappellent beaucoup les Amentales. »

C'est cette même opinion que reproduit Lignier (1911, **60**) dans la réimpression de son *Essai sur l'Évolution de la Morphologie*.

La note de Lignier et Tison décide Hallier (**41**, **42**) à abandonner sa seconde opinion (1907-1911) sur la position systématique des Gnétacées et à revenir à la première. De nouveau pour lui les Gnétacées sont des Angiospermes qui doivent être placées au voisinage des Santalacées.

Dans une étude des bourgeons femelles des Cordaïtée (1911, **11**) C. Eg. Bertrand conclut que les fleurs y sont formées d'un ovule nu, à tégument unique, bifolié dont les deux feuilles, situées

dans le plan transversal, se terminent par deux lobes collecteurs. Il compare ces bourgeons avec ceux de l'*Ephedra* et du *Welwitschia*, qui offrent une apparence semblable, et aussi avec le *Gnetopsis elliptica*; finalement il les assimile à l'ovule des Gymnospermes.

Dans une note très récente Miss Berridge (**9**), après avoir décrit un ovule du *Gnetum Gnemon*, le compare à la graine du *Bennettites Morierei* et lui trouve de nombreuses ressemblances avec celle-ci, à la condition cependant que ce qui a été appelé bec nucellaire chez cette dernière ne soit en réalité qu'une prolifération tardive de la surface interne du canal micropylaire comparable à celle observée chez le *Gnetum*. Miss Berridge signale même dans ce genre, au sommet du tégument moyen, un bourrelet circulaire qui, d'après elle, serait homologable aux ailes dans la graine du *B. Morierei*.

Du reste ces deux interprétations, celle relative au bec nucellaire et celle relative au bourrelet tégumentaire, sont absolument repoussées par Lignier (**61**).

Schuster (1911, **84**) n'admet pas les conclusions de Lignier et Tison; pour lui (p. 41-42) les Géntales « sont sans aucun doute de vraies Gymnospermes » en raison de leurs formations archégoniales. Elles « dérivent manifestement des Ptéridophytes hétérosporées et n'ont rien à faire avec le phyle angiospermique auquel les Bennettitales et les Angiospermes doivent leur origine » (p. 43).

Wieland (1911, 1912, **103**, **104**) compare les graines du *Gnetum Gnemon* à celles du *Cycadeoidea turrita* et considère le premier genre « as some long persistent non-plastic form that originated when the great races preceding the Angiosperms began to convert Paleozoic structures to Mesozoic needs ». Pour lui les graines du *Gnetum*, quoique très petites, sont du type *Williamsonia* (**103**, p. 457) et la possibilité d'une parenté entre ces plantes « est éminemment suggestive ».

Coulter, revenant de nouveau sur la question des Gnétales (**22**), les considère comme des Conifères aberrantes. Elles n'appartiennent pas à la ligne de descendance des Angiospermes. Il est en outre probable qu'elles sont très anciennes.

RÉSUMÉ DE L'HISTORIQUE (1)

a. — Tous les botanistes ont admis que les fleurs des Gnétales représentent des *bourgeons axillaires*, sauf cependant Strasburger (**88**), qui a pensé que, chez l'*Ephedra altissima* à fleur unique, celle-ci est terminale du chaton, et Miss Sykes (**91**), qui considère chaque fleur mâle ou femelle comme une *portion sporangifère marginale de la bractée axillante* devenue axillaire par le reploiement des marges bractéales vers l'intérieur. Par suite Miss Sykes considère la bractée comme homologue de la feuille fertile des Cycadées, de l'écaille ovulifère des Bennettitées et du carpelle des Angiospermes.

b. — L'accord est presque complet encore sur la façon dont il faut interpréter les pièces insérées sur la base de la fleur mâle. Elles représentent soit un *petit périanthe scarieux* soit au moins de *petites bractéoles* (Parlatore, **72**); seule Miss Sykes (**91**) les compare aux poils ou à l'indusie des Fougères. Ce périanthe est *double* chez le *Welwitschia*, *simple* chez l'*Ephedra* et le *Gnetum*, ce dernier correspondant au verticille supérieur du premier. Toutefois, tandis que pour l'école Eichler sa petitesse indique un organe en *voie de développement*, pour l'école anglaise comme pour Saporta et Marion (**81**),

(1) Afin de mettre un peu d'ordre dans les innombrables opinions émises sur tel ou tel point de l'organisation des fleurs des Gnétales, ou sur la comparaison de leurs fleurs entre elles, ou encore sur celle des Gnétales avec les autres plantes, nous avons dû réunir ces opinions dans des groupements peu nombreux. Mais il doit être bien entendu que ces derniers ne valent que pour les grandes lignes, nullement pour les détails. Bien souvent, en effet, les conclusions réunies dans un même groupement ne sont semblables qu'en gros, et diffèrent, en réalité, soit par la façon dont elles ont été amenées, soit par les détails de leurs parties, soit même par la façon dont elles doivent être comprises. Ainsi, par exemple, Hooker (**43**) et Strasburger (**88**) admettent tous deux que la fleur pseudo-hermaphrodite du *Welwitschia* résulte de l'atrophie partielle d'une fleur primitivement hermaphrodite, mais ils comprennent très différemment les voies suivies par cette atrophie; ou encore : un grand nombre de botanistes pensent que les Gnétales servent de passage entre les Gymnospermes et les Angiospermes, mais ils diffèrent presque tous les uns des autres dans la façon de comprendre les termes de cette transition.

C'est du reste en raison de cette imperfection des groupements et de l'impossibilité matérielle de l'éviter que nous avons le plus souvent possible rappelé les indications bibliographiques permettant de se reporter à l'historique lui-même.

Hallier (33), Senn (85), Lignier et Tison (63), elle montre au contraire un organe en *voie de régression*, de même du reste que tout le reste de l'inflorescence.

c. — Au-dessus du périanthe se trouvent les étamines dont l'interprétation a été excessivement variée. Chez l'*Ephedra* et le *Gnetum* on a généralement admis, surtout au début, l'existence de *2-8 étamines*. Mais tandis que, pour les uns, elles seraient *réduites aux anthères* et *sessiles* sur un prolongement de l'axe transformé en colonne anthérifère (Eichler, 26, 25; Strasburger, 88; Lotsy, 65; Coulter et Chamberlain, 23), pour les autres, ce serait à la concrescence de leurs filets que serait due cette colonne (Richard, 80 *bis*; Endlicher, 29; Blume, 12; Tulasne, 99; Hooker, 43; Le Maout et Decaisne, 54; Van Tieghem, 97; Jaccard, 44).

Chez le *Welwitschia* il y aurait, soit *un seul verticille* de 6 étamines concrescentes à la base en un tube (Hooker, 43; Eichler, 26 et 28; Van Tieghem, 97; Baillon, 4; Coulter et Chamberlain, 23; Wettstein, 100), soit *deux verticilles* successifs, l'un ne comprenant que deux étamines transversales et l'autre formé de quatre étamines en diagonale (Strasburger, 88). Cependant, surtout sous l'influence des recherches anatomiques, une nouvelle opinion, d'abord émise, par Mac Nab (66) puis reprise par Bertrand (10) et par Pearson (73 et 74) pour la fleur mâle du *Welwitschia*, s'est peu à peu substituée aux précédentes: l'androcée ne comprend jamais que deux *staminophylles transversaux* (Beccari, 6; Strasburger, 89; Thibout, 93; Arber et Parkin, 3; Lignier et Tison, 63); ces staminophylles simples ou lobés portent à leur sommet un nombre variable de sacs polliniques groupés par *1*, *2 ou 3*.

Les groupements de sacs polliniques sont généralement considérés, surtout par les observateurs anciens, comme des anthères tri, bi ou uniloculaires; cependant pour Thibout (93), Lignier et Tison (63) ils représentent des sores comparables à ceux des Cycadées, sauf qu'ils sont terminaux. Thibout insiste en outre sur le fait que l'assise mécanique s'y différencie *aux dépens de l'épiderme*.

d. — Dans leur ensemble les fleurs mâles du *Welwitschia* ont été parfois considérées comme comprenant quatre verti-

cilles de pièces décussées (Mac Nab, **66**; Beccari, **6**; Bertrand, **10**; Lignier, **57**; Lignier et Tison, **63**).

e. — Les fleurs mâles du *Welwitschia* se terminent par un organe stigmatifère qui est d'ordinaire considéré comme un *ovule unitégumenté avorté*, mais qui parfois a été pris pour un *appareil comparable à l'ovaire*, ou même effectivement pour un *ovaire* atrophié avec ovule interne réduit au nucelle (Strasburger, **88** et **89**; Mac Nab, **66**; Beccari, **6**; Baillon, **4**; Lignier et Tison, **63**). Mais, quoi qu'il en soit, tous admettent, sauf cependant Miss Sykes (**91**), que cette fleur représente un bourgeon pseudo-hermaphrodite et beaucoup pensent que c'est là l'*indice d'un hermaphroditisme antérieur* des fleurs de Gnétacées, l'unisexualité s'y étant tardivement établie par régression de l'un ou de l'autre sexe (Hooker, **43**; Strasburger, **88**; Nicotra, **71**; Senn, **85**; Coulter et Chamberlain, **24**; Lignier et Tison, **63**).

f. — La fleur femelle a peut-être plus encore que la fleur mâle provoqué de diversité dans son interprétation.

Pour les uns (Lindley, **64**; Griffith, **31**; Le Maout et Decaisne, **54**; Strasburger, **89**; Coulter, **20** et **21**; Sykes, **91**) elle ne comprend qu'*un ovule* qui est *bi* (*Ephedra, Welwitschia*) ou *tritégumenté* (*Gnetum*) avec tégument interne stigmatifère et qui, en général, est comparé à celui des Conifères, l'ensemble de ces téguments correspondant à l'unique tégument de ces derniers. Mais tandis que pour Strasburger et ses imitateurs l'existence de plusieurs téguments serait *secondaire* et correspondrait à une sorte de *lobation concentrique* du tégument unique des Conifères, pour Coulter elle serait au contraire *primitive* et ce serait de la *concrescence* de ces téguments primitifs que serait dérivé l'unique tégument des Cycadées et des Conifères.

Pour d'autres (Endlicher, **29**; Blume, **12**; Tulasne, **99**; Strasburger, **88**; Van Tieghem, **97**; Wettstein, **100**) l'enveloppe externe de la fleur femelle est un *ovaire* non collecteur du pollen ou du moins une formation analogue (Jaccard, **44**) et c'est à son intérieur que se trouverait l'ovule, celui-ci, dans ce cas, n'étant plus que bi ou unitégumenté (Meyer, **67**).

Pour d'autres encore le ou les deux verticilles extérieurs repré-

sentent un périanthe, parfois considéré comme tégument supplémentaire (Bertrand, **10**; Land, **53**) qui enveloppe rait soit un *ovule terminal nu, bi ou tritégumenté* et à tégument interne stigmatifère (R. Brown, **17**; Bentham, **8**; Tulasne, **99**; Hooker, **43**; Eichler, **26** et **28**; Mac Nab, **66**; Lotsy, **65**; Worsdell, **105**; Coulter et Chamberlain, **23** et **24**; Pearson, **73** et **74**; Arber et Parkin, **3**), soit un *ovaire* comparable à celui des Conifères (Baillon, **4**).

La première opinion de Van Tieghem (**95**) s'éloigne notablement des précédentes : l'ovaire de l'*Ephedra* est représenté par les *deux bractées supérieures du chaton* et, dans chaque bourgeon floral inclus, l'enveloppe extérieure est formée de deux feuilles dont l'une est prédominante et *porte l'ovule*.

Lindley (**64**) avait un instant pensé que l'*enveloppe interne représente un ovaire*. Cette idée est celle de Parlatore (**72**) et de Lignier et Tison (**63**). Pour eux, au-dessus des trois verticilles inférieurs, avortés, protecteurs ou disséminateurs, l'enveloppe stigmatifère représente un véritable *ovaire angiospermique* bi (*Welwitschia* et *Gnetum*) ou tricarpellé (*Ephedra*), très réduit, à l'intérieur duquel il n'existe qu'un seul ovule basilaire, orthotrope et dressé, lui-même réduit au nucelle.

g. — La comparaison de cette fleur femelle des Gnétales avec leur fleur mâle a, de même, suscité une assez grande variété d'opinions.

Parmi ceux qui ne considèrent pas la fleur femelle comme uniquement formée d'un ovule, les uns (Hooker, **43**) voient dans son enveloppe externe l'équivalent du *verticille inférieur du périanthe mâle*; d'autres (Bertrand, **10**; Lignier, **57**; Lignier et Tison, **63**) l'homologuent au *verticille staminal*; Miss Sykes (**91**) l'assimile au *tégument stigmatifère* du *Welwitschia*. En général on admet que chez le *Welwitschia* l'ovule de la fleur mâle ne diffère de celui de la fleur femelle que par *son avortement, sa réduction* et l'organisation spéciale de son *sommet stigmatique*, organisation qui correspondrait probablement à une adaptation nouvelle à l'entomophilie. Cependant Strasburger (**88**) et Miss Sykes (**91**) pensent que c'est l'enveloppe femelle externe qui correspond à l'enveloppe stigmatique mâle, l'enveloppe interne ayant disparu par atrophie.

Dans l'hypothèse d'un ovaire réduit, il ne diffère de celui de la fleur femelle que par son stigmate modifié et la stérilité du nucelle.

h. — Il faut ici rappeler l'opinion assez inattendue de Pearson (**74**) d'après laquelle ce qui, dans l'inflorescence femelle du *Welwitschia*, correspond à la fleur mâle, c'est, non pas la fleur femelle, mais bien le *cône tout entier*, lequel serait, d'autre part, homologue de l'appareil fructifère des Bennettitées et de la fleur des Angiospermes.

i. — Enfin deux opinions opposées se sont produites relativement à la valeur morphologique de l'ovule lui-même, quelle que soit la façon dont on comprenne sa composition et sa complexité. La presque totalité des observateurs le considèrent comme d'origine *caulinaire*, son nucelle ayant été produit par transformation du sommet végétatif de l'axe floral lui-même. D'autres cependant (Saporta et Marion, **81**; Lignier, **57**; Sykes, **91**; Lignier et Tison, **63**) après Van Tieghem (**95** et **97**) le considèrent comme d'origine foliaire, c'est-à-dire comme porté par une feuille et n'ayant pris l'aspect axial que par modification secondaire. Mais ici encore les opinions diffèrent notablement en ce qui concerne la situation de la feuille fertile. Pour les uns, elle a totalement *disparu*, ne survivant que par son ovule (Van Tieghem, **97**; Saporta et Marion, **81**; Lignier, **57**); pour d'autres elle est *l'une des feuilles de l'enveloppe externe* (Van Tieghem, **95**), ou *l'un des carpelles* de l'ovaire stigmatifère (Lignier et Tison, **63**), ou encore *la bractée axillante* elle-même (Sykes, **91**). Notons enfin l'originale opinion de Hallier (**33**) d'après laquelle le mamelon nucellaire représenterait, non pas un vrai nucelle, mais une *colonne placentaire* homologue de celle des Santalacées avec un seul nucelle par réduction.

j. — Au point de vue systématique les mêmes hésitations et contradictions se sont présentées. Les premiers systématiciens (Ex. : De Jussieu, **45**), alors que les Gymnospermes n'avaient pas encore été autant qu'aujourd'hui nettement distinguées des Angiospermes, séparaient les *Gnetum* des *Ephedra* — le *Welwitschia* n'était pas encore connu — mettant les premiers parmi les Dicotylédones et les seconds parmi les Conifères.

Plus tard l'intervention de l'organogénie et de l'anatomie,

ainsi que la découverte du *Welwitschia*, les firent presque universellement placer, soit séparément (Agardh, 1), soit d'ordinaire réunis en un même groupe, parmi les Gymnospermes, au voisinage des Conifères, le plus souvent auprès des Taxées (Strasburger, 88, 90; Land, 52 et 53), dont l'*Ephedra*, croyait-on, se rapprochait plus que les autres, mais aussi auprès des Cupressinées (Coulter, 21, p. 84).

Ultérieurement, surtout sous l'influence de recherches embryogéniques, mais aussi sous celle des notions nouvelles qu'on acquérait sur l'évolution du règne végétal grâce surtout à certaines remarquables découvertes paléontologiques, il y a eu peu à peu tendance à rapprocher les Gnétacées des Angiospermes, soit en en faisant, avec des arguments et des conceptions très variés, un *terme de passage* des Gymnospermes aux Angiospermes (Lindley, 64; Hooker, 43; A. de Candolle, 18; Parlatore, 72; Van Tieghem, 95, 97; Strasburger, 88; Mac Nab, 66; Wettstein, 100; Land, 53; Pearson, 73; Chodat, 19; Porsch, 75), soit en en faisant un groupe dérivé des Gymnospermes *parallèlement* à celui des Angiospermes (Jaccard, 44; Lotsy, 65; Nicotra, 71; Coulter et Chamberlain, 23 et 24; Coulter, 22), soit simplement en les considérant comme des Angiospermes (Beccari, 6; Saporta et Marion, 81), ou, d'une façon plus précise, comme une branche détachée plus ou moins bas de la base du tronc angiospermique (Hallier, 33, etc; Arber et Parkin, 3; Sargant, 82; Lignier, 59; Pearson, 74; Sykes, 91; Lignier et Tison, 63).

Cependant d'autres botanistes, recherchant surtout l'ancestralité des Gnétales, leur ont accordé une haute antiquité (Bertrand, 10; B. Renault, 77; Saporta et Marion 81; Thibout, 93; Coulter, 22) et les ont plus ou moins intimement rattachées aux Cordaïtées (Bertrand, 10; Saporta et Marion, 81; Thibout, 93; Lignier, 57; Hallier, 40; Coulter, 21), aux *Gnetopsis* et aux Calamodendrées (B. Renault, 77), à la base des Salisburyées (Saporta et Marion, 81), aux Ptéridophytes (Lotsy, 65), aux *Lagenostoma* (Sykes, 91) ou, surtout dans ces dernières années, aux Bennettitées (Wieland, 101, 102, 103, 104; Worsdell, 105; Hallier, 33; Arber et Parkin, 3; Sargant, 82; Pearson, 74; Scott, 83) ou encore

aux Médullosées (Worsdell, **105** ; Sykes, **91** et **92**). Toutefois la plupart de ces derniers auteurs ne les considèrent en somme, eux aussi, que comme une branche latérale détachée de la base du tronc angiospermique avant sa complète caractérisation ; peu nombreux sont ceux qui en font déjà de vraies Angiospermes (L. de Jussieu, **45** ; Hallier, **33**, etc. ; Senn, **85** ; Lignier et Tison, **63**).

Parmi les Angiospermes auprès desquelles on les a placées ou auxquelles on les a comparées, il faut citer les *Urticées* (A. de Jussieu, **45**), les *Loranthacées* (Henfrey, **31** ; Saporta et Marion, **81** ; Hallier, **33**), les *Chloranthacées* (Parlatore, **72**), les *Chénopodées* (Beccari, **6**), les *Casuarinées* (Karsten, **46** et **47** ; Hallier, **33**), les Polygonées (Baillon, **4**), les *Peperomia*, *Penæa* et *Juglans* (Pearson, **73** ; Coulter et Chamberlain, **28**), et enfin, d'une manière plus générale, les Amentales (Lignier et Tison, **63**) (1).

PREMIÈRE PARTIE

WELWITSCHIÉES

De toutes les Gnétales le *Welwitschia mirabilis* nous a paru être celle dont les fleurs avaient le mieux conservé des indications précises sur leur organisation morphologique et anatomique. C'est cette considération qui avant toute autre nous a incités à mettre la *Welwitschia* en tête de notre étude destinée, nous l'avons déjà dit, à faire connaître plus particulièrement les inflorescences.

Toutefois nous avons la conviction que la plupart des autres organes de cette plante si curieuse sont parmi ceux qui peuvent donner le plus grand nombre de renseignements sur l'ancestralité du groupe tout entier, de telle sorte qu'à ce point de vue

(1) Notre bibliographie était terminée quand nous avons eu connaissance du Traité (**65** *bis*) dans lequel Lotsy, se plaçant à un point de vue général c'est-à-dire différent du nôtre, vient de réunir de nombreux documents relatifs aux Gnétales. Nous regrettons vivement de n'avoir pas eu connaissance plus tôt de cet immense travail qui complète admirablement le nôtre et nous prions nos lecteurs de se reporter à l'ouvrage lui-même (*Note ajoutée pendant l'impression*).

encore les Welwitschiées mériteraient très probablement d'être étudiées les premières.

WELWITSCHIA MIRABILIS Hook. f. (1)

I. — CHATONS ET FLEURS MALES

A. — Description rapide.

Les fleurs mâles du *Welwitschia mirabilis* sont, ainsi qu'on le sait, portées sur des cônes tétragones, longs en général de

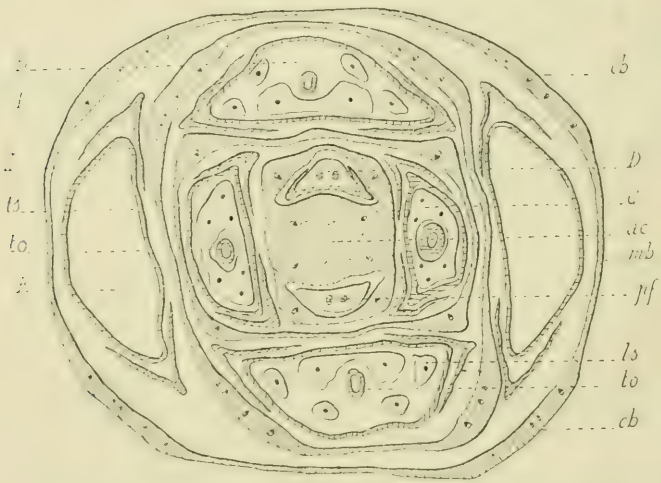


Fig. 1. — Section transversale d'ensemble d'un cône mâle du *Welwitschia mirabilis* Gr. 44/2.

Au centre, l'axe du chaton, *ac*, avec son rectangle vasculaire encore à l'état procambial sauf dans les angles. Autour, les bractées en ordre décussé et axillantes, chacune, d'une fleur mâle. Chacune de ces bractées se montre amincie, en *mb*, dans le voisinage de son plan médian, épaissie et vascularisée de chaque côté, en *cb* ; A, B, C, D, fleurs des verticilles successifs, coupées à des niveaux différents. Dans les fleurs A, les deux verticilles bractéaux basilaires I et II ont seuls été figurés; dans les autres fleurs : *pf*, pédoncule floral; *ts*, tube staminal; *ls*, lobe staminal; *to*, style ovarien.

deux à quatre centimètres et larges de 6 à 10 millimètres. Sur chacun de ces cônes les bractées sont décussées, serrées, courtes, à sommet un peu anguleux et fortement connées à leur base. C'est dans l'aisselle de ces bractées (sauf pour celles

1) Conformément à la décision du *Congrès international de Bruxelles*, 1910, nous employons ce nom de préférence à celui de *Tumboa Bainesii* Welw..

de la base et du sommet qui sont stériles) que se trouvent les fleurs, une par aisselle.

Chaque fleur mâle est un peu comprimée, dans l'aisselle de la bractée mère. Elle a un peu la forme d'un tronc de pyramide triangulaire, dont l'une des faces latérales, très large et très plane, est appliquée contre l'axe du cône et dont les deux autres, tournées vers la bractée, seraient plus étroites et un peu convexes (fig. 1).

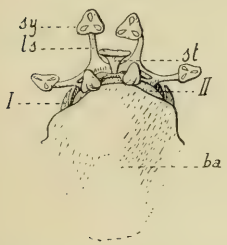


Fig. 2. — La fleur mâle vue de l'extérieur du cône. Gr. 8/2. *ba*, bractée axillante ; I, bractées latérales représentant le premier verticille de la fleur ; II, bractées du deuxième verticille ; *ls*, lobes staminaux ; *sy*, synanges ; *st*, stigmate ovarien.

Chaque fleur comprend quatre verticilles successifs de feuilles décussées. Le verticille inférieur y est dans le plan tangentiel (1) et représenté par deux petites bractées scarieuses (I, fig. 2) pliées en gouttières angulaires et, au moins à la base, souvent connées sur leurs bords antérieurs.

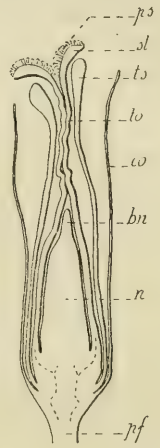


Fig. 3. — Section longitudinale d'une fleur mâle du *Welwitschia mirabilis* passant par le plan radial. Gr. 25/2. *pf*, pédoncule floral ; *n*, nucelle ; *bn*, bec nucellaire ; *co*, collerette formée par le verticille II ; *ts*, tube staminal à bords renflés ; *to*, style ; *st*, stigmate ; *ps*, papilles stigmatiques.

Le deuxième verticille est également scarieux (II, fig. 2 et *co*, fig. 3) ; il est représenté par une collerette allongée que terminent deux dents larges et courtes situées dans le plan radial ; par suite, elle semble formée de deux bractées longuement connées, l'une antérieure, l'autre postérieure.

Le troisième verticille comprend deux sporophylles, situés

(1) Dans toutes les descriptions du présent mémoire nous nous supposerons toujours placés dans l'axe de l'inflorescence (chaton, cône, épi) et regardant la fleur, c'est-à-dire tournés vers la bractée axillante. Lorsque nous parlerons des deux plans de symétrie qui renferment les bractées de la fleur, nous les désignerons sous les vocables *radial* et *tangentiel*, au lieu de médian et transversal habituellement employés, afin d'éviter les confusions que ces derniers termes pourraient parfois provoquer dans les descriptions anatomiques.

dans le plan tangentiel, c'est-à-dire superposés aux deux bractées scarieuses inférieures. Ces deux sporophylles sont assez épais, connés en un tube staminal, *ts*, dans leur moitié inférieure ; ils se terminent l'un et l'autre vers le haut par trois lobes étroits, *ls*, dont chacun porte à son sommet un sore ou mieux un synange triloculaire. Dans chaque synange, l'ouverture des sporanges est en fente terminale, les trois fentes convergeant et formant étoile.

A l'intérieur du tube synangifère se dresse un ovaire clos, prolongé vers le haut par un style tubulaire, *to*, et un stigmate en entonnoir, *st*. Cet ovaire est, comme nous le montrerons, formé de quatre carpelles situés deux dans le plan radial et deux dans le plan tangentiel (1). Dans son intérieur, et inséré sensiblement sur le milieu de sa base, se trouve un long mamelon, *n*, terminé par un bec plus étroit, *bm*, lequel mamelon paraît prolonger l'axe floral. Par comparaison avec ce qui existe dans la fleur femelle de toutes les Gnétales, nous considérons ce mamelon comme un ovule réduit au nucelle, et, en outre, dans le cas présent, devenu stérile.

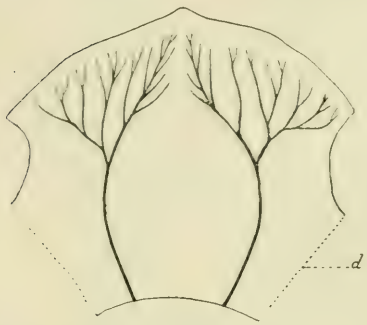


Fig. 4. — Bractée axillante d'une fleur mâle. Gr. 25/3.
Les deux faisceaux se ramifient dichotomiquement, mais leurs ramifications, surtout les plus rapprochées du plan bractéal, ont tendance à prendre la ramification pennée. *d*, coupure dans la région de coalescence des deux bractées du verticille.

B. — Structure des bractées mères.

1. *Système libéro-ligneux.* — Chacune des bractées du cône n'est desservie dans sa base que par deux faisceaux libéro-ligneux (fig. 4), symétriques de chaque côté du plan médian

(1) Cette interprétation de l'ovaire à quatre carpelles diffère de celle à deux carpelles que nous avons donnée au commencement de 1911 dans une note préliminaire (63). Elle résulte de recherches plus heureuses que nous avons pu mener à bien dans les fleurs des deux sexes, grâce à des échantillons mieux appropriés que M. Pearson a eu l'extrême obligeance de nous fournir avec libéralité.

et très écartés l'un de l'autre (1). Chacun de ces faisceaux, en montant, se *dichotomise* une première fois vers la mi-hauteur de la bractée. Puis, la branche de la première dichotomie qui se trouve du côté du plan bractéal, se rapproche lentement de ce plan et se divise à son tour, mais de telle sorte que sa ramification devienne sensiblement *pennée*. L'autre branche de la dichotomie s'éloigne au contraire rapidement de la marge de la bractée en se dichotomisant à son tour plusieurs fois. Les branches ainsi formées successivement vers le haut se dirigent toutes verticalement ; parfois elles subissent à leur tour quelques dichotomies et même prennent, elles aussi, l'aspect penné. Puis toutes ces petites nervures s'éteignent à quelque distance du bord supérieur de la bractée.

Il est à noter que, contrairement à ce qui existe habituellement dans les feuilles des plantes supérieures, cette bractée est *amincie dans sa région médiane* (celle située entre les deux faisceaux et leurs ramifications), et quelle est au contraire *épaissie de chaque côté du plan de symétrie* et à quelque distance de lui (dans les régions occupées par les faisceaux) (fig. 1).

Chaque faisceau est très petit et formé d'éléments très grêles dont la plus grande partie est secondaire. Mais ce faisceau circule, du moins dans la partie terminale de la bractée, à l'intérieur d'un tube formé par des tissus de transfusion (voir par comparaison la fig. 27). Dans ce dernier les éléments sont isodiamétriques, avec paroi absolument couverte de ponctuations aréolées. Tout à fait au sommet des nervures, près du bord supérieur de la bractée, les tissus de transfusion s'élargissent latéralement et se rejoignent entre les nervures de façon à constituer une lame de transfusion continue. Vers le bas de la bractée ce tissu diminue au contraire progressivement, mais il ne s'éteint finalement que près de leur base.

2. *Particularités anatomiques et histologiques.* — Le mésophylle de la moitié inférieure des bractées est troué longitudinalement de canaux sécréteurs à épithélium bien développé qui par leur structure rappellent assez bien ceux des Conifères

(1) Tout à fait exceptionnellement nous avons observé une bractée dans laquelle les deux faisceaux basilaires se réunissaient vers le bas en un seul faisceau médian, *m* (fig. 6, p. 104).

et surtout ceux des Cycadées (voir les fig. 26 et 27). Ils y sont localisés au voisinage des vaisseaux vasculaires, c'est-à-dire dans les régions épaisses du limbe. Près de leur sommet ces canaux sont moins larges, moins nombreux et tous latéraux aux faisceaux. Vers le bas ils deviennent de plus en plus gros, pour atteindre leur taille maximale après leur rentrée dans le parenchyme cortical de l'axe du chaton ; ils deviennent également plus nombreux et tendent à accompagner les faisceaux non seulement latéralement mais encore extérieurement. Puis enfin tous deviennent extérieurs aux faisceaux lorsqu'ils pénètrent dans l'axe du chaton, de telle sorte qu'alors ils sont tous nettement corticaux.

Les bractées renferment en outre des fibres grêles, à paroi épaisse et brillante, nacrée en section transversale, qui rappellent assez bien, elles aussi, celles des Cycadées et des Conifères. Mais, contrairement aux canaux sécréteurs, elles se trouvent surtout abondantes dans l'extrémité des bractées. Les unes y sont localisées contre l'épiderme antérieur et y forment même une couche continue qui, dans les parties minces du limbe, peut ne comprendre qu'une seule assise, mais qui, là où le limbe est plus épais, en avant des faisceaux et près du sommet de la bractée, peut en comprendre jusqu'à quatre. Du reste cette couche n'est pas rigoureusement dense et, surtout dans sa partie la plus éloignée de l'épiderme, les fibres peuvent y être mélangées avec des éléments parenchymateux. De l'épiderme vers le milieu du mésophylle ces fibres deviennent moins grêles et vraisemblablement moins longues ; certaines peuvent même se courber horizontalement et ressembler plus ou moins complètement aux suivantes.

D'autres fibres se retrouvent également près de la face externe du limbe, mais elles y sont toujours très peu nombreuses et presque isolées ; moins souvent elles sont hypodermiques. Leur paroi est aussi moins brillante, plus jaune et criblée de ponctuations canaliculées. Elles sont en outre plus courtes, souvent plus larges, plus ou moins contournées horizontalement et parfois un peu rameuses, passant insensiblement à la forme sclérite. Enfin leur paroi primaire est remplie d'une poussière d'oxalate de calcium qui forme

un revêtement continu autour de l'épaississement scléreux.

L'épiderme externe est recouvert par des couches cuticulaires bien différenciées et percé de stomates enfoncés au fond de puits, de telle sorte que les cellules stomatiques, du reste très petites, sont presque sous-jacentes à l'épiderme.

C. — Structure de l'axe et insertion des bractées.

1. *Système libéro-ligneux.* — *α.* Sur une section transversale d'un cône le système libéro-ligneux de l'axe *ac* (fig. 1) forme

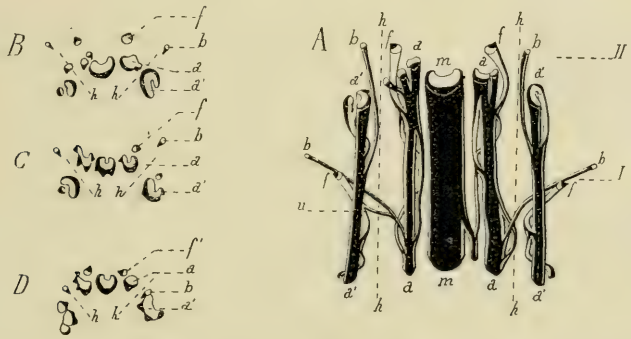


Fig. 5. — A. parcours des faisceaux dans la face antérieure d'un cône mâle. On y voit, en haut, la rentrée des faisceaux *b* de la bractée antérieure II et celle des faisceaux *f* de la fleur mâle axillaire de cette bractée ; puis, plus bas, à droite et à gauche, celle des faisceaux *b* des bords antérieurs des bractées I, et *f* de leurs bourgeons axillaires ; *m*, faisceau caulinaire médian sans rôle dans cette insertion ; *a*, faisceaux caulinaires récepteurs en deçà des plans angulaires *h* ; *a'*, faisceaux récepteurs au delà des mêmes plans ; *u*, petite branche supplémentaire servant à l'insertion du faisceau floral.
B, C, D, sections du même parcours à trois niveaux successifs ; *f*, faisceau floral entre son premier et deuxième accolement.

un rectangle dont les faces sont tournées vers les bractées et dont les faisceaux occupent les quatre côtés, laissant une interruption aux angles.

Les faisceaux des côtés du rectangle sont souvent concaves vers l'extérieur, c'est-à-dire avec tendance du bois à entourer le liber. Parfois même ils ont leurs bords complètement retournés avec bois extérieur au liber, ou même sont accompagnés de faisceaux corticaux libres produits par détachement de ces bords retournés.

C'est en face des angles du rectangle que se fait la rentrée des faisceaux descendus des bractées *b* (fig. 5). Chacun d'eux

pénètre ensuite dans l'angle situé en face de lui et vient s'y insérer entièrement sur le faisceau caulinaire a', qui se trouve au delà de cet angle h par rapport au plan de la bractée. D'ordinaire c'est là son seul contact avec le rectangle du cône. Une fois cependant nous avons vu un des faisceaux bractéaux émettre une très petite branche descendante u qui venait s'accoler, en deçà de l'angle, au faisceau correspondant par lequel la fleur de la bractée s'insérait sur l'axe du cône.

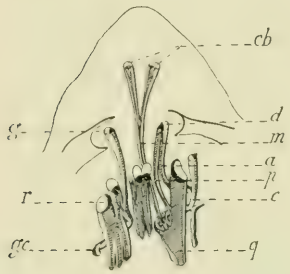


Fig. 6. — Insertion d'un bourgeon dans l'aisselle d'une bractée à un seul faisceau médian. *m*, faisceau bractéal unique ; *cb*, branches de la dichotomie vers le haut ; *g*, *d*, massifs libéroligneux basilaires de l'axe floral ; *a*, *p*, cordons d'insertion résultant de la division du massif *d* ; *c*, *gc*, faisceaux corticaux à orientation renversée ; *r*, *q*, faisceaux récepteurs dans le rectangle vasculaire du cône.

β. Dans l'une des bractées étudiées (voir note 1, p. 101) l'unique faisceau médian produit par la réunion anormale des deux faisceaux d'insertion m (fig. 6) venait s'insérer sur le bord d'un faisceau du rectangle caulinaire qui se trouvait à peu près dans le plan bractéal.

2. *Particularités anatomiques et histologiques.* — Dans la description anatomique des bractées (p. 101) nous venons de montrer que les bractées du chaton renferment des canaux sécréteurs qui accompagnent les faisceaux. Nous avons ajouté que dans la base de ces bractées, au niveau de leur rentrée dans l'axe du chaton, ces canaux sont tous rangés extérieurement aux faisceaux. On les retrouve dans le parenchyme cortical de cet axe et ils y forment quatre groupes au dos des quatre faisceaux bractéaux. Vers le bas ils se dispersent en un réseau qui s'élargit en s'étendant surtout dans le plan transversal mais un peu aussi vers le plan antéro-postérieur (celui des bractées dont ils dépendent). Mais en même temps apparaissent dans ce dernier plan de nouveaux canaux qui complètent le réseau précédent.

A ce niveau il existe donc des canaux sécréteurs corticaux à peu près également répartis sur toute la périphérie de l'axe.

Plus bas, tous ces canaux s'éteignent successivement, en

commençant par ceux des faces latérales. Ceux des faces antérieure et postérieure se prolongent un peu plus bas et on en voit généralement encore un médian sur chacune d'elles, au niveau où les bractées du verticille immédiatement inférieur vont rentrer dans le plan transversal.

Mais, sauf peut-être exceptionnellement, il ne semble pas que ces systèmes sécréteurs se fusionnent d'un verticille à l'autre ; ils paraissent rester indépendants, de telle sorte qu'ils se montrent en réalité non comme réellement caulinaires, même alors qu'ils circulent dans l'axe du cône, mais bien comme bractéaux. Appartenant aux bractées, ils se prolongeraient à l'intérieur de leur décurrence caulinaire et l'on peut alors se demander si, comme chez beaucoup de Conifères, ils ne représenteraient pas des poches allongées beaucoup plutôt que de vrais canaux.

Toutefois il est nécessaire de faire remarquer que de semblables canaux sécréteurs se retrouvent dans les axes d'inflorescences. Y sont-ils encore bractéaux et indépendants les uns des autres, simplement plus allongés en raison d'un accroissement internodal plus puissant ? C'est ce qu'une étude plus attentive des axes pourrait seule montrer.

D. — Structure de la fleur.

1. *Parcours des tissus libéro-ligneux.* — Nous avons étudié beaucoup de fleurs mâles choisies dans des conditions variées d'insertion et d'apparence externe. Nous n'en décrirons que quelques-unes, celles seulement qui nous ont montré des faits précis et complémentaires les uns des autres.

a) Ire *fleur.* — La fleur que nous allons décrire tout d'abord était particulièrement allongée et se trouvait dans l'aisselle de l'une des écailles inférieures d'un cône. Nous l'avons choisie de préférence pour débuter parce que, plus élancée, elle montrait mieux *la verticillation séparée par des entre-nœuds* et parce que sa structure y était, dans son ensemble et dans la plupart des détails, plus complète que celle de presque toutes les autres fleurs étudiées.

La base de cette fleur ne renferme que deux massifs libéro-

ligneux simples, plus ou moins arqués en fer à cheval dans le plan tangentiel, symétriquement placés de chaque côté du plan radial (C, fig. 7). Ils sont orientés normalement par rapport à l'axe de la fleur et en, somme, rappellent entièrement, par leur structure, leur orientation et leur position, ceux que l'on observe d'habitude dans la base des bourgeons axillaires. Tou-

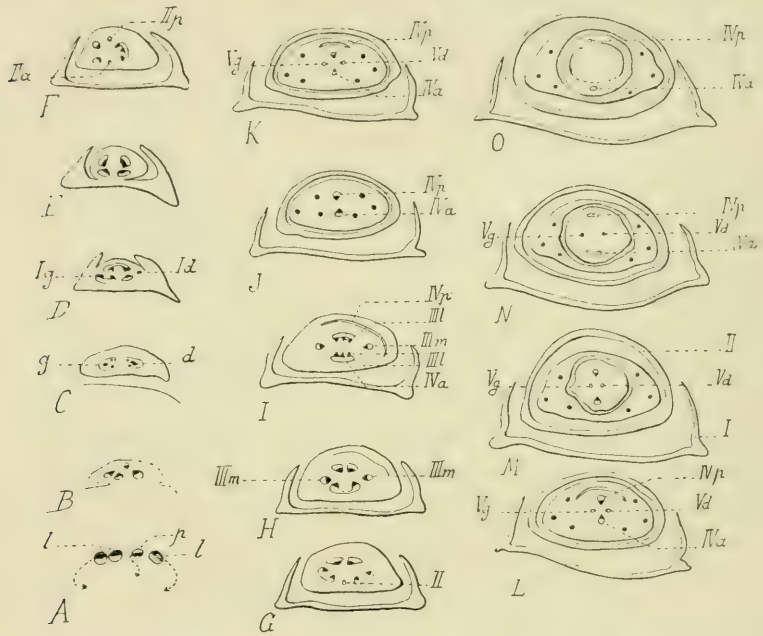


Fig. 7. — Sections transversales successives dans une fleur du *Welwitschia mirabilis* qui se trouvait à la base d'un chaton et était plus allongée que les autres. Gr. 38/2.

I, II, III, IV, V, 1er, 2e, 3e, 4e et 5e verticilles de bractées décussées : les deux premiers scarieux, le 3e staminal, les 4e et 5e ovariens. En A, système vasculaire d'insertion du bourgeon; les faisceaux y sont en majorité à orientation renversée. En C, le système libéro-ligneux forme deux massifs, *d* et *g*, incurvés en fer à cheval. I*g*, I*d*, masses trachéennes qui représentent deux faisceaux sortants très réduits. En F, II*a*, II*p*, faisceaux entièrement libériens et non sortants. En H et suiv., III*m* et III *l*, faisceaux médians et latéraux qui desservent les sporophylles mâles. En J et suiv., IV*a* et IV*p*, traces foliaires des carpelles médians; V*g*, V*d*, faisceaux des carpelles latéraux.

tefois leur insertion sur le rectangle vasculaire de l'axe du cône est très spéciale et mérite une description particulière.

α. *Insertion*. En descendant du niveau précédent, et déjà dans la base même de la fleur, chacun des deux massifs libéro-ligneux en fer à cheval tend à ramener la plupart de ses tissus

dans la branche antérieure de son arc, une petite partie seulement restant sur la branche postérieure. Il y a ainsi à l'extrême base de la fleur, en B (fig. 7 et 8), formation de quatre cordons libéro-ligneux dont trois, plus gros, sont à orientation renversée (par rapport à l'axe du cône) et dont un, plus petit et à peu près médian, est postérieur et orienté normalement.

Aux mêmes niveaux où se produisent ces transformations, il semble que la couronne de l'axe floral, à laquelle appartiennent les quatre cordons libéro-ligneux en question, s'étire dans le sens tangentiel jusqu'à aplatir complètement ses deux moitiés antérieure et postérieure, et à les amener presque au contact l'une de l'autre dans un même plan tangentiel. Les cordons sont donc par suite, au moins en apparence, ramenés sur un seul rang tangentiel, A (fig. 7), sur lequel cependant ils conservent l'orientation précédente, droite ou renversée ; sur lequel en même temps, ils tendent à s'écarter progressivement du plan radial du bourgeon. C'est dans ces mêmes conditions que les quatre cordons d'insertion continuent à descendre à l'intérieur du parenchyme cortical du cône. Mais bien avant d'arriver au niveau de leur insertion sur le rectangle vasculaire de ce dernier, les deux des trois cordons à orientation renversée, qui sont à gauche, se fusionnent en un seul (fig. 8). Les deux faisceaux renversés qui subsistent alors, tournant sur eux-mêmes, bois en dehors, *l* (fig. 7), viennent s'insérer chacun sur le bord externe (le plus éloigné du plan floral) d'un gros faisceau *a* (fig. 8) situé contre l'angle correspondant du rectangle caulinaire et en deçà de lui. Pour cette insertion le faisceau caulinaire recourbe son bord récepteur vers l'extérieur, de manière à le porter à la rencontre du faisceau floral *l*. C'est là un fait dont notre figure ne réussit pas à donner une idée convenable.

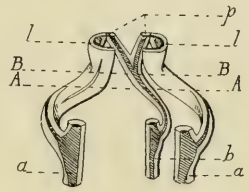


Fig. 8. — Parcours des faisceaux dans la base du bourgeon mâle. Le niveau supérieur correspond à C de la fig 4. Les deux faisceaux latéraux, *l*, tournent sur eux-mêmes, bois en dehors, et descendent s'insérer sur le bord externe des faisceaux *a*. Le faisceau *p* ne subit aucune torsion et s'insère sur le bord externe du faisceau *b*, voisin immédiat du faisceau *a* de droite dans le rectangle vasculaire du cône.

Simultanément le petit faisceau *p* à orientation normale descend vers la droite et s'insère, sans subir aucune torsion, sur le bord externe d'un faisceau *b* voisin immédiat de *a*.

Tels sont les renseignements qui nous ont été fournis par l'insertion de ce bourgeon mâle. Ils seront ultérieurement complétés par l'étude d'autres bourgeons.

β. *Parcours vasculaire dans la fleur*. En montant de la base du bourgeon floral vers son sommet, nous avons observé le parcours suivant des faisceaux vasculaires (1).

Chacun des deux massifs en fer à cheval (fig. 7 et 8) se divise en deux faisceaux inégaux, l'un intérieur un peu plus gros et l'autre extérieur un peu plus petit. Puis les quatre faisceaux ainsi formés, qui représentent quatre caulinaires diagonaux, se rapprochent du plan radial ; ils peuvent même arriver à y mettre deux à deux leurs bords en léger contact, alors qu'au contraire ils laissent entre eux de larges rayons médullaires dans le plan tangentiel. Une telle disposition s'observe précisément au niveau d'insertion des bractées du premier verticille et, chose importante, on voit alors plus ou moins nettement se détacher du bord latéral de chacun des deux caulinaires antérieurs *un petit groupe de trachées* qui s'éloigne légèrement vers le parenchyme cortical, puis s'éteint presque aussitôt, (I*g* et I*d*, fig. 7, D et fig. 9). Ces deux petits groupes trachéens représentent, à n'en pas douter, les restes excessivement réduits et asymétriques des *deux faisceaux sortants du*

(1) L'un de nous a démontré (55) que dans la tige des Phanérogames la différenciation primaire des traces foliaires est basipète et que les prétendues émissions par la tige de faisceaux se rendant aux feuilles ne sont en réalité que des *confluences* de faisceaux foliaires descendant et venant s'insérer les uns sur les autres. Il a montré également que les conditions habituelles des confluences pouvaient être bouleversées lorsque des variations morphologiques venaient à se produire dans la tige et dans les feuilles, en particulier lorsqu'il se produisait des variations dans la symétrie de la tige.

Il résulte donc de ces notions que la description du système libéro-ligneux primaire de la tige, pour être faite logiquement, devrait être présentée en allant de haut en bas à partir de la base des feuilles. Cependant, l'axe floral des Gnétales ne présentant généralement aucune de ces particularités morphologiques qui modifient les contacts inférieurs entre les systèmes foliaires successifs, il nous a semblé préférable, pour ne pas trop dérouter le lecteur, de suivre l'usage général et de présenter une description basifuge. Nous nous réservons simplement d'indiquer à l'occasion la valeur de quelques variantes anatomiques que nous serons appelés à rencontrer.

premier verticille et les rayons médullaires tangentiels représentent des trouées foliaires.

Immédiatement au-dessus de cette sortie les quatre faisceaux caulinaires que nous avons montrés très rapprochés du plan radial, s'en écartent de nouveau en repassant par la position diagonale (fig. 7, E), puis se rapprochent du plan tangentiel. A ce niveau, qui correspond à la base du deuxième verticille, on voit apparaître dans le plan radial, au milieu des rayons médullaires et sans aucun contact avec les faisceaux caulinaires, *deux très petits cordons entièrement libériens*, l'un antérieur, l'autre postérieur, II *a* et II *p* (fig. 7, F). Très peu plus haut ces deux petits cordons s'éteignent sans s'être sensiblement écartés dans le parenchyme cortical.

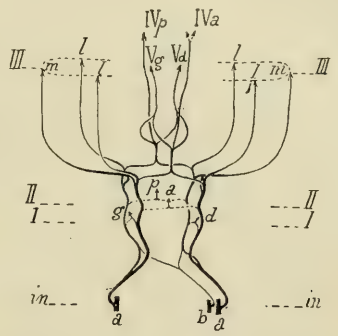


Fig. 9. — Schéma du parcours des faisceaux dans l'un des bourgeons mâles du *Welwitschia*. *in*, niveau d'insertion ; *a* et *b*, faisceaux du cône servant à l'insertion ; I, II, III, IV, V, verticilles successifs de la fleur ; *g*, *d*, petits faisceaux sortant dans le verticille I ; *p*, *a*, faisceaux sortant dans le verticille II ; *m*, *l*, faisceaux médian et latéraux du verticille III (staminal) ; IV*a* et IV*p*, faisceaux du verticille IV (premier verticille carpellaire) ; V*g*, V*d*, faisceaux du verticille V (deuxième verticille carpellaire).

La signification de ces deux cordons libériens du plan radial, malgré leur extrême réduction, ne nous semble pas plus douteuse que celle des deux cordons ligneux du premier verticille ; ce sont *les deux faisceaux médians des deux bractées du deuxième verticille*. Du reste Strasburger (**88**, p. 145) et Thibout (**93**, p. 219) les ont vus parfois notablement plus développés, pouvant même posséder quelques trachées et pénétrer nettement jusque dans la base des limbes bractéaux. Là encore les larges rayons médullaires du plan radial sont des trouées foliaires.

Au-dessus du niveau où disparaissent les deux petits cordons II*a* et II*p*, les quatre faisceaux caulinaires tendent de nouveau à se rapprocher du plan radial pour reformer de larges rayons médullaires dans le plan tangentiel. Mais cette fois ils abandonnent dans ce dernier deux cordons libéro-ligneux bien caractérisés, III*m*, qui, d'abord isolés chacun au milieu de son

rayon médullaire (fig. 7, G et H), s'écartent ensuite de l'axe de la fleur en pénétrant dans la base du tube staminal. Il y a lieu de constater qu'à la formation de ces deux faisceaux III*m* les deux caulinaires antérieurs participent notablement plus que les deux caulinaires postérieurs. Parfois même, de même que pour la formation des petits faisceaux du verticille I, ils y participent exclusivement.

Après avoir fourni ces deux faisceaux III*m*, les quatre caulinaires, revenus dans les plans diagonaux, s'y divisent chacun en deux lobes, un gros, III*l*, et un petit. Les gros lobes III*l* s'écartent de l'axe de la fleur en suivant les plans diagonaux et pénètrent ainsi dans le tube staminal, où ils forment les faisceaux latéraux de chaque staminophylle, en I, J, etc. (fig. 7) et *l*, *l* (fig. 9). Pendant ce temps les petits lobes ont continué au contraire à s'éloigner vers le plan radial. Ils se sont rapprochés ainsi vivement deux à deux de ce plan et s'y sont fusionnés pour former les deux faisceaux IV (I et J, fig. 7 ; fig. 9), l'un antérieur, l'autre postérieur.

Ainsi donc, au niveau d'insertion du vert cille mâle, il sort six faisceaux, trois de chaque côté, les médians un peu plus bas, les latéraux un plus plus haut. Puis tous, après s'être plus ou moins écartés de l'axe floral pour pénétrer dans la base de la collerette mâle, redressent verticalement leur direction de façon à entrer chacun dans le lobe synangifère sus-jacent. Au niveau où ils quittent l'axe floral, ces six faisceaux emportent du bois et du liber primaires et secondaires. Mais leurs tissus secondaires disparaissent brusquement dans la base de la collerette staminale, puis le liber primaire s'éteint rapidement à son tour. A partir de ce niveau et par suite sur presque tout leurs parcours dans les staminophylles, les six faisceaux en question sont entièrement trachéens.

Revenons aux deux faisceaux IV*a* et IV*p* du plan radial (I, fig. 7 ; fig. 9) ; ils s'élargissent progressivement en montant. Puis ils paraissent se trichotomiser chacun dans la base de l'ovaire et fournir ainsi sur les bords d'une branche médiane qui reste dans le plan radial deux petits lobes qui montent en s'éloignant vers le plan tangentiel, s'y fusionnent finalement deux à deux et forment ainsi les deux faisceaux V*g* et V*d*.

A ce niveau donc une section transversale de l'axe floral montre très nettement quatre faisceaux en croix, encore réunis par une sorte de couronne méristématique primaire (K, fig. 7). En continuant à monter, on voit les faisceaux V se rapprocher un peu de l'axe floral, en même temps qu'ils s'isolent complètement des faisceaux IV (L, fig. 7) par disparition de la couronne méristématique. Puis les quatre faisceaux, d'abord les faisceaux IV et presque aussitôt les faisceaux V, commencent à s'écarter de l'axe floral progressivement et à peu près sous une égale inclinaison, en même temps que leur importance et leur différenciation vont se réduisant (comparer entre eux les niveaux M et N de la fig. 7). On voit ainsi les faisceaux IV, les plus gros et les plus différenciés des quatre, rester libéro-

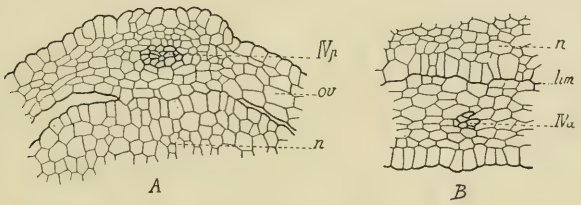


Fig. 10. — Sections transversales de la base du limbe ovarien de la fleur mâle montrant les faisceaux IV*a* et IV*b*. A, Gr. 475/3 ; B, Gr. 330/3.
ov, paroi ovarienne ; *n*, nucelle ; *lim*, limite entre les tissus nucellaire et carpellaire.

ligneux jusque près du niveau de la séparation du nucelle, puis, à l'état procambial, pénétrer dans la base de la paroi ovarienne (O, fig. 7 ; fig. 10) (1). Les faisceaux V, qui sont plus grêles dès leur base, passent au contraire rapidement au stade procambial, puis finalement s'éteignent dès la base du nucelle et près de sa périphérie.

Au point où les extrémités des faisceaux IV pénètrent dans la paroi ovarienne, celle-ci est un peu épaissie comme s'il y avait là une très petite nervure médiane. Rien de semblable ne se produit dans le plan tangentiel, mais c'est vraisemblablement par réduction, car l'obliquité de sortie des faisceaux V étant la

(1) Si Miss Sykes (**91**, p. 187) déclare que le « *tégument ovulaire* » n'est pas vascularisé, c'est assurément parce qu'elle s'est adressée à des fleurs trop jeunes, car nous avons rencontré trop de fois la pénétration des faisceaux IV dans ce tégument pour que celle-ci reste douteuse. Du reste, elle-même a admis virtuellement cette pénétration « en raison de leur direction ».

même que celle des faisceaux IV et même un peu plus forte, il semble raisonnable de penser que s'ils avaient pu se différencier suffisamment haut, eux aussi auraient pénétré dans la base du limbe ovarien.

En somme donc, ce que les auteurs appellent d'ordinaire l'enveloppe interne et souvent même le tégument ovulaire, serait un véritable ovaire à quatre carpelles, et ces carpelles appartiendraient à deux verticilles superposés, le verticille IV et le verticille V. Du reste ces deux verticilles offrent l'apparence d'organes excessivement réduits, le deuxième, dans le plan tangentiel, l'étant beaucoup plus que le premier dans le plan radial. Aussi est-il parfaitement compréhensible qu'une étude insuffisante de l'ensemble du bourgeon floral ait amené beaucoup de botanistes à considérer la paroi ovarienne formée à leurs dépens comme un simple tégument ovulaire.

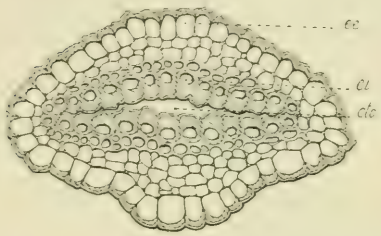


Fig. 11. — Section transversale du style dans la fleur mâle du *Welwitschia*. Gr. 450/2.
ei, épiderme intérieur; *ee*, épiderme extérieur; *cto*, cavité prolongeant celle de l'ovaire.

Dans le style tubuleux on retrouve encore la prédominance des carpelles radiaux. Car une section transversale pratiquée sous et contre le stigmate infundibuliforme, ne le montre ni cylindrique ni rectangulaire, mais bien aplati dans le plan tangentiel (fig. 11). La section de la cavité du tube y est même réduite à une simple fente dirigée dans ce plan.

γ. *Nucelle*. Dans cet ovaire le nucelle occupe une position en apparence absolument terminale et l'on comprend l'opinion de la plupart des auteurs d'après laquelle il ne serait que le point de végétation floral transformé.

Toutefois son tissu diffère absolument des tissus sous-jacents. Tandis qu'entre les faisceaux IV et V, même ayant déjà commencé à s'écarter de l'axe floral, les tissus sont formés d'éléments irrégulièrement hypertrophiés à parois très minces, le tissu du nucelle est au contraire constitué par des cellules très petites, polygonales et à parois relativement un peu épaisses.

Entre les deux tissus la limite est assez brusque, le tissu nucellaire ayant une base fortement convexe qui pénètre dans le tissu médullaire.

On ne peut observer dans la base du nucelle *aucun tissu assimilable à une cupule vasculaire*, à moins qu'il ne faille lui assimiler le tissu à cellules irrégulièrement hypertrophiées.

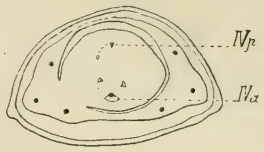


Fig. 12. — Section transversale passant à la base d'une fleur mâle du *Welwitschia*. Gr. 38/2.
IV*a*, IV*p*, faisceaux carpellaires antéro-postérieurs inégalement développés. Des bords du faisceau IV*a*, se détachent deux lobes qui vont concourir à la formation des faisceaux V*g* et V*d*. Un très petit lobe semblable se détache également du petit faisceau, IV*p*.

b. Autres fleurs. α. Parcours. 1. Dans une autre fleur (fig. 12), les deux faisceaux V, au lieu d'être fournis par quatre lobes égaux détachés des bords des deux faisceaux IV, ne l'étaient guère que par ceux détachés des bords du faisceau antérieur IV*a*, montrant ainsi peut-être une prédominance de ce faisceau antérieur ou, mieux, une prédominance de la moitié antérieure de l'ovaire. Cette prédominance, du reste habituelle, nous paraît comparable à celle

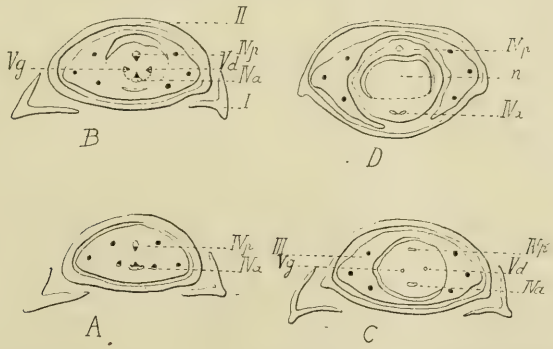


Fig. 13. — Sections transversales successives de la partie supérieure d'une fleur mâle du *Welwitschia*. Gr. 38/2.
Mêmes lettres que dans la fig. 7. Les faisceaux V, en B, s'insèrent entièrement sur le faisceau IV*a*. Ce dernier se termine par une très courte dichotomie, en D.

de la moitié antérieure de la 1re fleur tout entière et de beaucoup d'autres.

2. Dans une troisième fleur le faisceau IV*a*, qui, plus nettement encore que dans la précédente, avait, seul, fourni

les faisceaux V (B, fig. 13), subissait à son extrémité supérieure et à l'intérieur de la base du limbe ovarien un commencement de dichotomie (D, fig. 13 et fig. 9). Il est, pensons-nous, intéressant d'attirer l'attention sur cette dernière, parce qu'elle rappelle la division dichotomique de la base des bractées axillantes des fleurs.

3. Chez plusieurs fleurs la sortie vasculaire dans les verticilles inférieurs I et II n'était indiquée que par la formation d'un large rayon médullaire (ou trouée foliaire) sans qu'il fût possible d'y reconnaître aucune trace de faisceau sortant ni ligneuse ni libérienne, ni même procambiale.

De même nous y avons observé plusieurs cas dans lesquels les faisceaux *Vg* et *Vd* apparaissaient tout à coup dans le plan tangentiel et s'y allongeaient un peu vers le haut sans que leur base contractât aucun rapport visible avec les faisceaux IV. C'est là, évidemment, une disposition due à une réduction très intense et comparable à celle que nous avons signalée pour les faisceaux II. Les faisceaux en effet apparaissent d'abord dans la base de l'appendice qu'ils desservent, puis, de là, ils se prolongent, d'une part, vers le haut et, d'autre part, vers le bas. Dans cette dernière direction un arrêt précoce de leur différenciation (soit normal, soit dû à la récolte de l'échantillon) ne leur a pas permis, dans le cas présent, de s'allonger suffisamment vers le bas pour venir, comme d'habitude, s'insérer sur les bords des faisceaux IV.

β. *Insertion.* Les variantes de structure que nous venons d'indiquer dans diverses fleurs mâles, se rencontraient à l'intérieur même des fleurs et leurs différences, quoique importantes pour l'observateur puisqu'elles lui facilitent l'interprétation des faits, n'étaient en réalité pas grandes. Il en était tout autrement dans les régions d'insertion de ces fleurs sur le rectangle vasculaire du cône. Là se rencontraient en effet les variations les plus nombreuses et les plus accusées. Nous n'en décrirons que deux cas, l'un qui répond au type le plus ordinaire et l'autre qui se montre au contraire absolument accidentel.

1. Dans le cas qui semble être normal les deux massifs plus ou moins hémi-circulaires de la base du bourgeon descendent en se réduisant à deux faisceaux, *f* (fig. 5), dont le liber se

ramasse sur le bord intérieur et le bois sur le bord extérieur, de telle sorte que leur orientation devient renversée. Ces deux faisceaux s'écartent du plan floral vers la droite et vers la gauche. Puis, continuant à tourner sur eux-mêmes, bois en dehors, ils viennent s'insérer sur le bord externe (le plus éloigné du plan floral) des faisceaux *a* du rectangle du cône, qui sont situés immédiatement en deçà des angles *h*. Du reste le bord externe du faisceau *a*, se retournant lui-même vers l'extérieur, s'avance à la rencontre du faisceau floral *f* (1).

Sitôt après avoir touché le bord du faisceau *a*, et toujours en descendant, le faisceau floral *f*, soit seul et en totalité, soit en partie, soit encore en entraînant un peu du faisceau *a*, ressort et glisse tangentiellement dans le parenchyme cortical, en se rapprochant du plan floral et en se retournant de nouveau, bois en dehors. Plus bas, ce faisceau renversé, d'apparence corticale, se divise d'ordinaire en deux branches inégales, dont la plus forte, continuant à tourner sur elle-même vient s'accoler au bord interne (le plus rapproché du plan floral) du même faisceau *a*, contre lequel elle reprend une orientation normale et dont la plus faible, revenant vers l'angle du rectangle du cône, reprend sa place intérieurement contre le bord externe du faisceau *a*. Du reste l'une des deux branches inférieures peut manquer et d'ordinaire c'est la dernière, c'est-à-dire celle qui revient au bord externe.

Une fois également nous avons vu un faisceau floral rentrant émettre un lobe qui, passant au delà de l'angle *h* du rectangle caulinaire et par-dessus le faisceau bractéal voisin, venait s'insérer sur le faisceau *a'* (2).

2. Nous avons déjà signalé (note p. 101 et p. 104) une bractée dont les deux faisceaux, au lieu de rentrer dans l'axe du chaton en restant, comme d'habitude, largement espacés l'un de

(1) C'est là une particularité difficile à figurer en dessin et dont notre figure A ne rend pas suffisamment compte, mais dont on voit très bien l'indication en C.

(2) Ces diverses descriptions ne diffèrent pas seulement de celles données par Miss Sykes (**91**, p. 187) parce qu'elles s'étendent davantage vers le bas, mais encore par le mode d'insertion des faisceaux bractéaux et floraux. Peut-être y a-t-il là simplement l'indication d'une extrême variabilité dans ce mode d'insertion.

l'autre, *se réunissaient au contraire, dès la base de la bractée, en un seul cordon médian, m* (fig. 6), qui s'insérait sur le bord d'un faisceau du cône à peu près dans le plan bractéal.

L'insertion des faisceaux du bourgeon axillaire de cette bractée se faisait également d'une façon inhabituelle à *peu de distance de ce plan*. Pour cela le massif de droite, *d*, se divisait de bonne heure en deux branches, l'une antérieure, *a*, l'autre postérieure, *p*. La branche *a* descendait d'abord directement et, *sans renverser son orientation*, venait toucher le bord gauche interne du faisceau *q* un peu au-dessus du niveau d'insertion du faisceau bractéal *m* et en un point ou le faisceau *q* s'élargissait pour amener son bord à sa rencontre. Glissant ensuite sur un pli externe du rectangle vasculaire du cône, cette branche *a*, accompagnée de quelques éléments du faisceau *q*, *s'éloignait tangentiellement du plan floral à travers le parenchyme cortical en tournant sur elle-même, bois en dehors*, et venait s'accoler au bord d'un faisceau cortical, lui-même à orientation renversée.

Plus bas encore le massif libéro-ligneux cortical, *c*, ainsi constitué, continuant à glisser sur le même pli tangentiel mais en direction inverse, rentrait dans le rectangle du cône et venait s'y insérer sur le bord gauche du faisceau *q*, de chaque côté du faisceau *m*. Quant à la branche *p*, du même massif *d*, elle descendait *sans, nulle part, modifier son orientation normale* et venait s'insérer de suite définitivement sur le bord gauche du faisceau *q*, un peu au-dessus de l'insertion définitive du cordon *m*.

De l'autre côté du plan de symétrie bractéal et floral, le faisceau y descendait sans se diviser et venait s'accoler tout entier sur le bord droit du faisceau *r*, que deux autres seulement séparaient du faisceau *q* (fig. 6). Ce faisceau *g* ne subissait avant son accolement aucun retournement; mais presque aussitôt après il ressortait dans le parenchyme cortical en tournant sur lui-même, bois en dehors, et en s'éloignant du plan floral. Il venait ainsi se placer latéralement dans le parenchyme cortical, en *gc*, bois en dehors.

En somme, il semble bien que dans cette anomalie les faisceaux d'insertion *q* et *r* soient les homologues des faisceaux *a*

du cas normal (fig. 5) et que les deux faisceaux intercalés entre eux représentent le faisceau normal *m*.

2. *Particularités anatomiques et histologiques.* — Dans le limbe scarieux des deux premiers verticilles nous avons encore observé quelques éléments isolés qui nous ont paru être soit peut-être des fibres, soit plutôt des sclérites analogues à celles que nous avons signalées dans les bractées mères. Mais nulle part nous n'avons retrouvé dans la fleur mâle rien qui rappelle leur système de canaux sécréteurs.

E. — Détails complémentaires et discussion.

Le mode d'insertion anormal de la bractée précédente et de son bourgeon floral, comparé à celui des cas normaux, vient apporter des renseignements intéressants pour la compréhension de ces derniers.

1. *Nervation des bractées.* — Tout d'abord, il semble évident que si, habituellement dans les bractées du *Velwitschia*, les deux faisceaux sont largement écartés l'un de l'autre, cela résulte de l'intervention également habituelle d'un accroissement intercalaire très précoce localisé dans le plan bractéal. Dans le cas de notre anomalie cet accroissement ne s'étant pas produit, les faisceaux ne se sont pas écartés l'un de l'autre et ont continué à n'en former qu'un seul. Du reste nous avons très probablement là le retour à une disposition *primitive* dans laquelle les deux faisceaux rentrants se réunissaient plus ou moins rapidement vers le bas ou, pour parler le langage de la description basifuge, dans laquelle n'existait réellement qu'un seul faisceau médian lequel se dichotomisait ensuite successivement vers le haut.

2. *Sur l'insertion du bourgeon mâle.* — La comparaison des faits d'insertion du bourgeon mâle dans les divers cas décrits, normaux et anormal, et surtout la connaissance des différences que ces faits offrent entre eux, sont également des plus intéressantes et des plus instructives.

Remarquons tout d'abord que dans le cas de la fleur anormale, l'orientation habituellement renversée de tous ou presque tous les cordons d'insertion à la base des fleurs normales ne se

produit plus au-dessus du premier accolement, mais seulement plus bas entre celui-ci et l'accolement définitif. En outre cette non-inversion de leur parcours supérieur coïncide avec cet autre fait que le premier accolement a lieu sur le bord interne du faisceau récepteur *q* et non sur son bord externe. Enfin, semblant également en rapport avec ce dernier fait, nous avons vu que les cordons d'insertion, dans leur course verticale au-dessous du premier accolement, *s'éloignent* du plan floral au lieu de s'en rapprocher.

Constatons en outre que parmi tous les faits signalés dans les descriptions ci-dessus il y en a qui sont constants et d'autres variables. Parmi ces derniers, se trouve celui de premier accolement des cordons d'insertion du bourgeon mâle sur l'un ou l'autre des bords du faisceau récepteur, la torsion ou la non-torsion, bois en dehors, de ces cordons avant ce premier accolement et la direction de leur course corticale postérieure. Comme faits constants nous voyons : *le glissement tangentiel des cordons d'insertion à travers le parenchyme cortical* entre leur premier accolement et leur accolement définitif ; de même aussi leur torsion, *bois en dehors*, pendant ce glissement. Ajoutons encore que quels que soient le lieu de premier accolement et la direction du glissement cortical, l'accolement définitif peut toujours se faire, soit en totalité soit en partie, *sur les deux bords* du faisceau récepteur.

Les faits variables de l'insertion du bourgeon mâle semblent tous résulter de ce que ce bourgeon, de même que tous les bourgeons axillaires des Phanérogames, est un organe originairement indépendant dont l'insertion est basipète et peut, par suite, être modifiée par les circonstances. Nous avons montré qu'il l'est en particulier, dans le cas de la fleur anormale, par la réduction de l'accroissement intercalaire dans le plan bractéal, réduction à laquelle était déjà due la structure spéciale de sa bractée axillante.

Quant aux faits constants, ils paraissent être en rapport avec une particularisation remarquable de la structure du système libéro-ligneux dans le chaton mâle.

Dans ce chaton en effet la couronne vasculaire, alb (fig. 14), de forme rectangulaire, présente, entre les deux ou trois gros

faisceaux qui garnissent chaque face du rectangle, des plis saillant vers l'extérieur et s'étalant à droite et à gauche (1). Ces plis tendent ainsi à recouvrir extérieurement d'une façon plus ou moins complète les gros faisceaux caulinaires voisins et il en résulte que chacun de ceux-ci est logé au fond d'une gouttière à concavité extérieure, gouttière qui peut même être fermée extérieurement, (en 3), et transformée en un cylindre. De cette organisation il résulte que, suivant sa position et son extension latérale, le faisceau caulinaire logé au fond de la gouttière paraît soit normal, 1 (fig. 14), soit arqué vers l'extérieur, 2, soit encore à bord renversé, 3, sur la droite. Il en résulte encore que les lobes qui se détachent de ces bords se déplacent vers l'extérieur en tournant sur eux-mêmes de manière à présenter finalement l'orientation renversée, 4.

Fig. 14. — Schéma des plissemenst formés par le rectangle le libéro-ligneux *alb* du cône du *Welwitschia*.
1, le faisceau caulinaire occupe le fond d'un pli en gouttière et semble normal ; 2, le faisceau s'étend jusqu'aux bords récurvés de la gouttière et se montre lui-même à bords récurvés ; 3, le faisceau est latéral et à bord droit récurvé ; un lobe, 4, détaché du bord gauche, s'est éloigné vers l'extérieur, en suivant le pli et a pris une position renversée.

Enfin certains lobes détachés de l'un des bords peuvent, lorsque la gouttière s'est fermée en cylindre, contourner complètement le caulinaire vers l'extérieur en tournant sur eux-mêmes de 360° et venir s'insérer sur son autre bord.

C'est à la mise en rapport de la base du bourgeon mâle avec ces plis vasculaires du chaton que sont également dues les particularités de retournement des faisceaux d'insertion.

3. *Filets ligneux des étamines.* — La structure des faisceaux

(1) Ces plis ne se voient plus, il est vrai, dans le chaton adulte à l'intérieur duquel ils sont devenus virtuels ; mais on peut les observer plus ou moins facilement dans la partie terminale d'un chaton jeune. Plus bas et avec l'âge cette visibilité du plissement de la couronne disparaît rapidement grâce à une parenchymatisation précoce des tissus dont elle se compose entre les faisceaux. Dès lors les faisceaux qui lui appartiennent se montrent isolés les uns des autres au milieu du tissu conjonctif de la région corticale. Les plis sur lesquels ils glissent ne se voient plus ; ils n'en existent pas moins.

Pour la bonne compréhension de ces plis, voir Lignier, *De la forme du système libéro-ligneux foliaire chez les Phanérogames* (*Bull. de la Soc. Linn. de Normandie*, Sér. 4, t. III, Caen, 1888-89 et *Institut botanique de Caen*, 1902).

vasculaires qui desservent la collerette staminale mérite qu'on s'y arrête un instant. Nous avons dit (p. 110) que si, lorsqu'ils quittent la couronne de l'axe floral, ils sont normalement libéro-ligneux et emportent même avec eux un peu des tissus secondaires, ils ne tardent pas à perdre ces derniers ainsi que, presque simultanément, le liber primaire lui-même et à devenir entièrement trachéens au moment où ils se redressent verticalement. Complétons maintenant cette description générale.

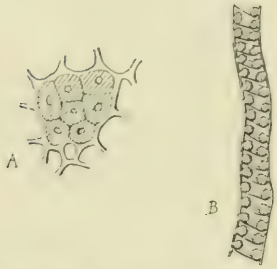


Fig. 15. — A, section d'un cordon trachéen de staminophylle; B, section longitudinale d'une des trachées. Gr. 850/2.

Les trachées dont se compose le cordon qui prolonge chaque faisceau sont au nombre de huit à dix; elles sont très grêles, très allongées, à spirales très proéminentes, comme c'est du reste la règle chez le *Welwitschia*, et toutes semblables entre elles (A, fig. 15); elles sont entourées immédiatement par un tissu conjonctif à peine différent de celui qui occupe tout le limbe staminal. La section transversale de ce paquet de trachées ne montre aucune polarité et cette organisation spéciale se poursuit dans toute la longueur du tube staminal et jusqu'au sommet des lobes synangifères (fig. 16). C'est là une structure singulière qu'à tort, pensons-nous, on a comparée (**13**, p. 767; **91**, p. 187) à celle des faisceaux concentriques réduits dont le *Bennettites* offre des exemples dans son fruit.

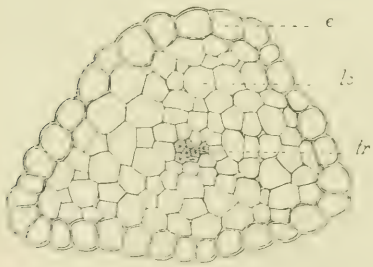


Fig. 16. — Section transversale d'un lobe staminal. Gr. 300/2. *e*, épiderme; *tc*, tissu conjonctif; *tr*, cordon trachéen.

Chaque filet trachéen aboutit sous le synange terminal à un renflement pyriforme inclus dans sa base et qui est, lui aussi, uniquement ligneux. Toutefois, dans ce dernier, les éléments deviennent progressivement plus nombreux, plus larges et plus courts, presque isodiamétriques, avec des parois soit simple-

ment ponctuées, soit ordinairement réticulées, à mailles étroites.

L'ensemble de ces filets staminaux dans leur partie verticale semble donc représenter non de vrais faisceaux libéro-ligneux, comparables, sauf une très grande réduction, à ceux des feuilles ordinaires, mais bien *la partie basilaire très étirée du renflement terminal pyriforme*. Aussi croyons-nous qu'en réalité les feuilles staminales proprement dites restent très courtes, sont réduites peut-être à des bourrelets portant les trois synanges. Le tube et les lobes staminaux ne seraient que le produit d'un accroissement intercalaire très précoce, localisé dans les tissus d'insertion des synanges sur ces bourrelets. Le lieu d'établissement de cet accroissement intercalaire rencontrant la base des diaphragmes pyriformes sous-synangiaux encore au stade procambial, aurait allongé cette base et l'aurait transformée en un cordon à éléments grêles à l'extrémité duquel se trouvait le reste du diaphragme. Lors de la différenciation ligneuse ultérieure, les éléments allongés du bas se seraient différenciés en trachées, alors que ceux de plus en plus courts et de plus en plus larges du sommet devenaient progressivement réticulés ou ponctués.

Si notre interprétation est juste, le tube staminal et les lobes synangifères ne correspondent pas à un vrai limbe foliaire, à de vrais filets staminaux partiellement coalescents, mais seulement à *des renflements synangifères allongés par un accroissement intercalaire précoce*.

Cependant, d'autre part, il y a lieu de rappeler ici que dans le premier verticille du bourgeon floral, sous-jacent au verticille staminal dans le plan tangentiel, la réduction des faisceaux sortants s'accompagne de la disparition du liber (nous avons montré que dans le plan radial, la réduction des faisceaux sortant dans le deuxième verticille se traduit au contraire par la disparition du bois). De telle sorte qu'on peut aussi se demander si la structure entièrement trachéenne des cordons synangiaux dans les lobes staminaux et dans presque toute la longueur de la collerette ne correspondrait pas simplement à une réduction des faisceaux, réduction qui se serait produite dans les mêmes conditions que pour le verticille I.

4. *Synanges.* — Ainsi que l'a déjà fait remarquer THIBOUT (93) la structure des synanges offre un sérieux intérêt. C'est qu'en effet c'est *l'épiderme lui-même et lui seul qui fournit l'assise mécanique.* Les épaississements s'y produisent même

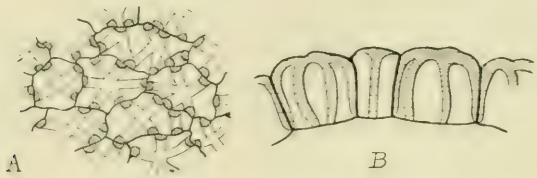


Fig. 17. — Assise mécanique d'un synange du *Welwitschia mirabilis.* Gr. 950/3. A, vue de face ; B, en coupe longitudinale.

uniquement sur la paroi externe et sur les parois latérales, jamais sur la paroi interne. Mais, contrairement à l'opinion de THIBOUT et aux figures qu'il en a données, ces épaississements ne sont pas continus ; ils forment un *réseau* (fig. 17) dont les filets sont en fer à cheval. Ordinairement, dans chaque cellule, ces filets s'entre-croisent au milieu de la paroi extérieure, leurs branches s'allongeant sur les parois latérales.

Fig. 18. — Papilles du stigmate de la fleur mâle du *Welwitschia.* Les parois en sont fortement épaissies et traversées par des ponctuations. Gr. 400/3.

C'est en somme là une structure d'un type ancien très différente de celle que l'on observe chez les Angiospermes.

5. *Stigmate.* — On a généralement admis que le stigmate de la fleur mâle du *Welwitschia*, quelle que soit d'ailleurs l'interprétation adoptée pour le verticille qui le porte, représente un organe glandulaire adapté à l'entomophilie. Peut-être donc n'est-il pas inutile de faire remarquer à ce propos que ses papilles sont à parois fortement épaissies (fig. 18), une telle organisation ne semblant pas en effet, à première vue, correspondre à une fonction sécrétrice. Cependant il est à remarquer que cet épaississement de la paroi n'est pas lignifié ; il est surtout callosique vers l'extrémité des papilles et plutôt pecto-callosique dans leur moitié inférieure. Il est en outre traversé de

part en part par de nombreuses ponctuations simples. Une cuticule très mince recouvre le tout. En somme, il se peut que ces papilles représentent réellement des appareils sécréteurs adaptés au milieu désertique.

A propos de ce stigmate porté au sommet d'un appareil souvent considéré comme homologue de celui de la fleur femelle, il y a lieu de remarquer que dans cette dernière, en l'absence d'un véritable stigmate, la sécrétion collectrice du pollen se fait par mucilaginisation du sommet du nucelle (comme chez les Conifères), tandis que dans la fleur mâle le nucelle reste indemne et que, comme nous venons de l'indiquer, le sécrétion se fait sur le stigmate même. Il est probable que, sous l'influence des insectes, il s'est produit là, dans la fonction collectrice, une transformation corrélative de celle qui a étendu le stigmate et lui a donné la forme d'un entonnoir.

Fig. 19. — Diagramme de la fleur mâle du *Welwitschia mirabilis*.

RÉSUMÉ

1. La fleur mâle du *Welwitschia mirabilis* a tous les caractères d'un *bourgeon axillaire*.

2. Ce bourgeon comporte *cinq verticilles d'appendices décussés* dont le premier se trouve dans le plan tangentiel (par rapport à l'axe du cône) (fig. 19).

a. Le premier verticille est représenté par *deux petites bractées* scarieuses souvent coalescentes à leur base sur la face antérieure du bourgeon (entre elle et la surface du cône). Sa valeur foliaire est affirmée par l'existence d'une trouée de sortie et, parfois même, par celle de moignons trachéens sortants.

b. Le deuxième verticille est représensé par la *collerette* scarieuse. Sa valeur foliaire est affirmée par la présence de deux trouées de sortie dans le plan médian et, parfois même, par celle de très petits faisceaux presque toujours uniquement libériens, qui d'ordinaire ne pénètrent même pas dans le

parenchyme cortical, mais qui peuvent quelquefois aussi (d'après STRASBURGER et THIBOUT) renfermer quelques trachées et même pénétrer dans la base de la collerette.

c. Le troisième verticille est représenté, dans le plan tangentiel, par *deux microsporophylles* desservis chacun par trois faisceaux et portant chacun trois synanges terminaux dressés. Son aspect est celui d'un tube terminé par six lobes synangifères.

d. Le quatrième verticille et le cinquième sont réunis en un seul et comportent *quatre carpelles* soudés en un *ovaire réduit, uniloculaire, à placentation basilaire* et terminé par un style tubuleux. Dans cet ovaire les deux carpelles inférieurs situés dans le plan radial sont plus développés que ceux du verticille supérieur (dans le plan tangentiel) ; mais tous sont desservis par un unique faisceau médian. Les faisceaux des carpelles radiaux sortent encore dans la base de leur limbe et peuvent même, quoique très rarement, s'y dichotomiser une fois, mais ceux des carpelles tangentiels s'éteignent toujours avant d'y pénétrer.

3. Dans la moitié antérieure de la fleur (celle située contre l'axe du chaton) le tissu libéro-ligneux est plus développé que dans sa moitié postérieure. C'est ainsi que, des quatre faisceaux caulinaires diagonaux, les antérieurs sont un peu plus gros. En outre, lorsqu'il se produit une sortie dans le plan tangentiel, ce sont d'ordinaire les caulinaires antérieurs qui en fournissent la plus grosse part, parfois même la totalité. Le fait est particulièrement visible pour le premier verticille et pour le cinquième (carpelles tangentiels) (1).

4. Chaque ovaire ne renferme qu'un seul ovule ; celui-ci est *orthotrope, dressé* au fond de la cavité ovarienne qu'il occupe tout entière, *à insertion large, réduit au nucelle et stérile*. Si l'on admet l'origine foliaire de cet ovule, il semble possible de supposer qu'il dépend du carpelle le plus développé, c'est-à-dire du carpelle antérieur.

5. Le bourgeon floral mâle du *W. mirabilis* représente

(1) Il est bien entendu que la constation de cette prédominance de la moitié antérieure a été faite en tenant compte de la direction oblique du bourgeon floral. Elle ne résulte nullement des apparences fournies par des sections transversales d'ensemble du chaton sur lesquelles les bourgeons floraux sont coupés plus ou moins obliquement.

évidemment une *fleur hermaphrodite* à gynécée devenu stérile. Il n'est pas possible de dire si les deux verticilles inférieurs doivent être interprétés comme périanthe ou simplement comme bractées.

6. Cette fleur mâle du *Welwitschia* est, du reste, caractérisée par une *réduction considérable* de toutes ses parties constituantes, en particulier du gynécée dont l'unique ovule est nu et dont l'ovaire lui-même est suffisamment réduit pour avoir été, presque toujours, considéré comme un simple tégument ovulaire.

7. L'existence d'un large stigmate, plus développé même que celui de la fleur femelle, au sommet d'un ovaire atrophié, correspond probablement, ainsi que l'admettent beaucoup de botanistes, à un changement de fonction. Après avoir servi à colliger le pollen, il s'est adapté à la nécessité d'*attirer les insectes* et de leur permettre le transport du pollen sur les fleurs femelles. C'est à ce changement de fonction que correspond également le déplacement des tissus sécréteurs qui, d'abord au sommet du nucelle, ont ensuite émigré vers la surface interne du stigmate.

8. Les sacs polliniques groupés par trois représentent non de vraies anthères mais des sores à sporanges concrescents, c'est-à-dire des *synanges*.

9. L'assise mécanique de ces synanges est localisée *dans leur épiderme* ; ses épaississements sont réticulés et n'intéressent que les parois externes et latérales, non les parois internes. Ce sont là des caractères dont certains font songer aux plantes anciennes et non aux Angiospermes actuelles.

10. Le tube staminal et les lobes synangifères ne représentent peut-être pas les sporophylles eux-mêmes, mais des appareils spéciaux dus à une accrescence très précoce développée au travers des renflements d'insertion des synanges sur les sporophylles, ceux-ci étant excessivement réduits.

11. Les bractées des chatons sont, d'ordinaire, desservies par deux faisceaux symétriques, largement écartés l'un de l'autre et qui rentrent dans les angles du rectangle vasculaire de l'axe. Ces faisceaux, simples dans la moitié inférieure de la bractée, *se dichotomisent nombre de fois dans sa moitié supé-*

rieure. Les extrémités supérieures des nervures sont accompagnées d'un abondant *tissu de transfusion*. Nous ne pensons pas qu'il soit possible d'y admettre avec Miss Sykes (**91**, p. 184) l'existence d'un tissu centripète.

Accidentellement, les deux faisceaux peuvent, vers le bas, se réunir en un seul dans le plan médian de la bractée, montrant ainsi que la disposition habituelle dérive probablement d'une disposition primitive qui était *dichotome dès la base*. Celle-ci ne se serait modifiée qu'ultérieurement sous l'action élargissante d'un accroissement intercalaire localisé le long du plan médian de la bractée.

D'autre part, lorsque la ramification de la nervation bractéale est un peu plus abondante, l'organisation normalement dichotome de son extrémité supérieure se transforme assez fréquemment en une disposition *pennée*.

12. L'insertion des tissus vasculaires du bourgeon floral se fait, comme le plus souvent chez les plantes supérieures, sur l'axe du chaton de chaque côté du plan floral, mais d'ordinaire assez loin de lui. Cette dernière particularité semble, du reste, avoir été acquise en même temps et de la même façon que l'écartement des deux faisceaux dans la bractée.

13. Les détails de l'insertion libéro-ligneuse du bourgeon floral sur les faisceaux du chaton peuvent présenter d'assez grandes variations. Ceci s'explique d'ailleurs facilement par le fait que le bourgeon est un organe primitivement indépendant dont l'insertion basipète se fait au hasard des rencontres. Dès lors le moindre déplacement de ce bourgeon, la moindre modification dans l'accroissement intercalaire, le moindre obstacle histologique, la moindre modification dans la structure du rectangle vasculaire du chaton sont autant de causes capables de modifier le point d'arrivée du courant séveux descendant et, par suite, le point d'insertion les cordons par lesquels il s'écoule.

14. Dans leur parcours d'insertion la plupart des faisceaux floraux subissent sur eux-mêmes *une torsion* qui les maintient momentanément *bois en dehors*. C'est là une particularité dont la raison d'être se trouve dans l'organisation spéciale qu'offre la couronne libéro-ligneuse du chaton du *Welwitschia*.

Celle-ci est en effet compliquée par des *plissements longitudinaux interfasciculaires* saillants vers l'extérieur et *rabattus tangentiellement* de chaque côté. Ces plis aplatis tangentiellement recouvrent ainsi plus ou moins complètement les faisceaux caulinaires voisins, les enfermant soit au fond de gouttières concaves vers l'extérieur, soit même, lorsqu'ils arrivent à se fusionner d'un pli à l'autre, au fond de cylindres creux.

C'est à l'existence de ces plissements que l'axe du chaton doit la présence, d'une part, de faisceaux à orientation normale mais *arqués vers l'extérieur* ou même *à bords complètement retournés* et, d'autre part, de faisceaux *pseudo-corticaux* dont l'orientation est presque toujours *renversée*. C'est encore à cause de l'existence de ces plis que les faisceaux floraux rentrants peuvent prendre, eux aussi, la position renversée.

Tous ces faisceaux en effet, glissant le long des plis de la couronne de l'axe et s'y déplaçant tangentiellement, *subissent les variations d'orientation que comportent les positions par lesquelles ils passent sur ces plis.*

15. Jamais nous n'avons eu l'occasion d'observer dans les faisceaux de l'axe du chaton le bois centripète signalé par Worsdell (**105**, p. 7).

16. Il existe, dans le parenchyme de l'axe du chaton et dans la moitié inférieure de ses bractées, des *canaux sécréteurs* qui rappellent ceux des Conifères et surtout ceux des Cycadées. Ces canaux semblent être groupés en *réseaux limités* qui dépendent chacun d'une bractée mais se prolongent vers le bas dans le parenchyme cortical du chaton.

17. Les fibres hypodermiques à paroi nacrée et brillante de ces deux mêmes groupes gymnospermiques se retrouvent, elles aussi, dans le sommet des bractées du chaton. Elles y sont accompagnées de sclérites fibroïdes à revêtement d'oxalate de calcium.

II. — CONES ET FLEURS FEMELLES

A. — Description rapide.

Les cônes femelles du *Welwitschia* sont bien connus, ayant été fréquemment figurés. Leur organisation générale est du

reste la même que celle des cônes mâles, à cela près qu'ils sont moins allongés, beaucoup plus gros et renflés surtout à leur extrémité supérieure (fig. 20), que l'axe est lui-même beaucoup plus charnu (fig. 21), et que les bractées, beaucoup plus grandes, y sont à peu près libres jusqu'à la base. Du reste ces dernières y sont encore décussées et axillantes chacune d'une fleur unique située dans le plan médian.

Fig. 20. — Cône femelle jeune du *Welwitschia mirabilis*. Gr. nat..

Mais chaque fleur est pédonculée et ne comprend plus d'ordinaire en apparence que :

1° Une enveloppe externe, *ta* (fig. 21 et 22), appartenant au plan tangentiel et qui, dans le fruit, devient largement ailée dans ce plan (fig. 23).

2° Un ovaire uniloculaire, renfermant, comme celui de la fleur mâle, un ovule unique, basilaire, dressé, orthotrope et réduit au nucelle. Cet ovaire est éga-

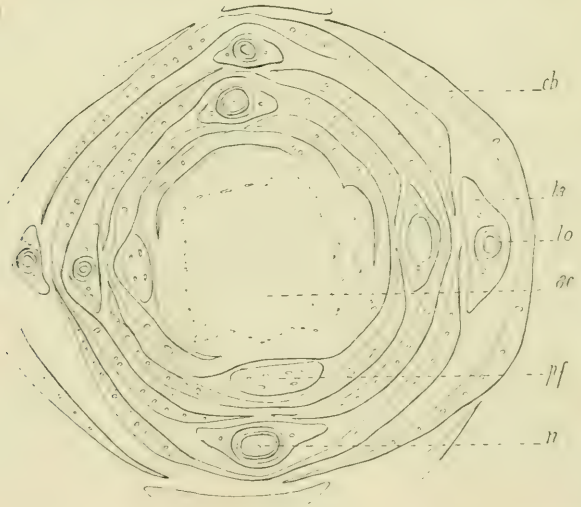


Fig. 21. — Section transversale d'un cône femelle jeune du *Welwitschia mirabilis*. Gr. 25/2. *ac*, axe du cône; *cb*, bractée; *pf*, pédoncule floral; *ta*, enveloppe externe non encore ailée ; *to*, tube ovarien (style) ; *n*, nucelle.

lement prolongé en un long style, mais ne possède pas de stigmate terminal évasé. Par contre, son nucelle est fertile et renferme une macrospore située près de sa base.

Exceptionnellement, dans cinq fleurs qui toutes se trouvaient près de la base des cônes (1), nous avons observé, au-dessous de l'enveloppe ailée, *deux petites bractées situées dans le plan tangentiel* (I, fig. 24, A, B, C et D).

L'existence et la position de ce verticille exceptionnel rappelle évidemment celles du premier verticille de la fleur mâle et c'est du reste ce que démontrera l'étude anatomique.

Pearson dit (**73**, p. 284) que, lors du développement de la fleur femelle, l'enveloppe interne apparaît d'abord

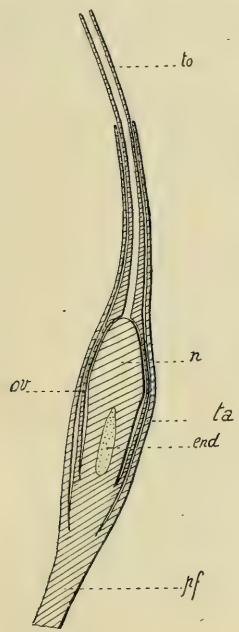


Fig. — 22. — Section d'une fleur femelle dans son plan radial. Gr. 12/2. *ta*, enveloppe du fruit ; *ov*, paroi ovarienne ; *to*, tube ovarien ; *n*, nucelle ; *end*, endosperme ; *pf*, pédoncule floral.

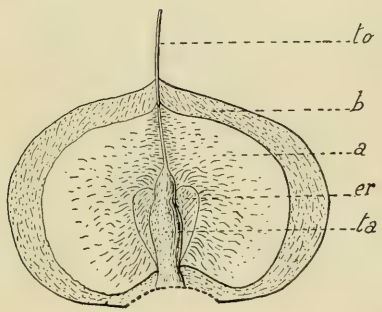


Fig. 23. — Fruit en place dans l'aisselle de sa bractée. Gr. 4/2. *b*, bractée ; *ta*, enveloppe du fruit ; *d*, aile de cette enveloppe ; *to*, tube ovarien (style) ; *er*, contrefort intérieur.

comme un bourrelet circulaire, mais qu'ensuite ce bourrelet, en s'accroissant, fournit deux lobes situés dans le plan antéro-postérieur et qui se lacinient ultérieurement. En raison des difficultés extrêmes qu'offre l'interprétation de la fleur, nous avons cherché à vérifier ces faits par nous-mêmes parce qu'ils pouvaient nous fournir des renseignements précieux. Or, si la première partie des indications de Pearson, celle relative à

(1) L'une d'elles était seule de cette nature dans son cône. Les quatre autres se trouvaient dans la base d'un autre cône ; deux dans le premier verticille fertile et deux dans le troisième verticille ; ces dernières par suite superposées aux premières.

l'uniformité du bourrelet d'origine, nous a paru rigoureusement exacte (voir A, fig. 24), nous sommes obligés de reconnaître qu'il n'en est plus de même pour la seconde.

Nous avons bien vu parfois se produire une sorte de lobation vague du sommet de l'enveloppe. Mais tout d'abord, elle nous a paru n'être pas de régularité constante, et puis elle nous a semblé être le résultat d'une hypertrophie locale des tissus superficiels plutôt que de la prolifération méristématique de sommets foliaires. Enfin nous n'avons pas eu l'occasion de la voir bilobée dans le plan radial, mais seulement légèrement bilobée dans le plan tangentiel (C, fig. 24). Une fois, dans une

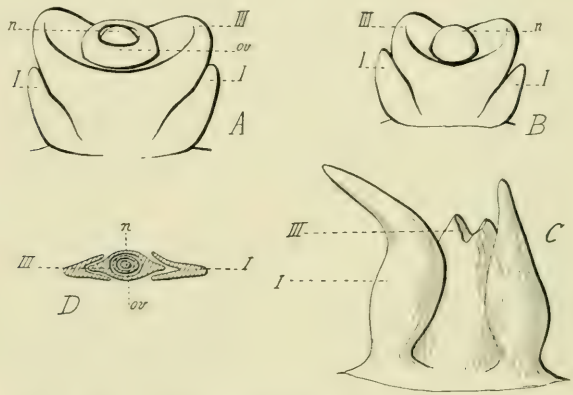


Fig. 24. — A, B, C, fleurs femelles anormales très jeunes trouvées dans les aisselles d'écailles inférieures de deux cônes du *Welwitschia mirabilis*. Gr. 40/3. Elles montrent les deux bractées de leur premier verticille, I, bien développées *au-dessous de l'enveloppe externe ordinaire*, III (celle qui devient ailée). D, schéma de la section transversale de la fleur A. Gr. 35/3. *n*, nucelle ; *ov*, ovaire (en B, la lettre *n* a été par erreur mise sur le sommet végétatif).

fleur âgée, le tube stylaire semblait se terminer par quatre lobes, deux moins courts dans le plan tangentiel et deux à peine indiqués dans le plan radial ; mais, nous le répétons, nous doutons que ces lobes aient réellement une valeur morphologique.

B. — Structure des bractées mères.

1. *Tissu libéro-ligneux.* — Les bractées du cône femelle ressemblent beaucoup à celles du chaton mâle, sauf qu'elles sont

plus grandes et à peine ou même pas du tout connées. Il existe cependant entre leurs nervations des différences intéressantes. Tout d'abord la ramification des nervures est plus abondante dans la bractée femelle et, par suite, la disposition pennée terminale s'y montre plus fournie et plus nette (fig. 25). En outre fréquemment, par accolement de certaines des branches des dichotomies, il y a apparition d'une disposition *réticulée* plus ou moins caractérisée qui manquait dans la bractée mâle.

Une autre différence très nette entre ces deux bractées réside

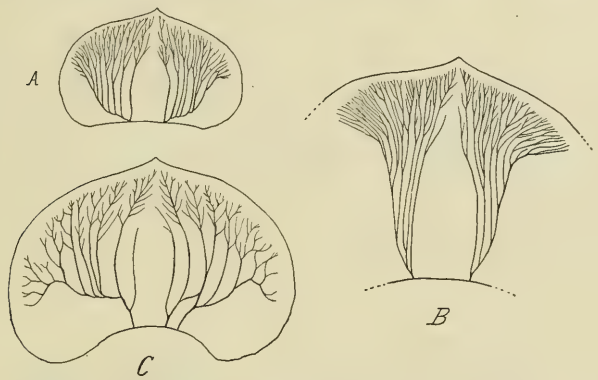


Fig. 25. — Nervations de bractées du cône femelle. A et B, Gr. 3,5/3 ; C, Gr. 7/3. A, dans un jeune cône; B, dans un cône presque adulte ; C, bractée stérile de la base du cône qui a fourni la bractée A.

dans le niveau auquel se fait la première dichotomie. Nous avons montré que dans la bractée mâle, celle-ci se trouve vers sa mi-hauteur (fig. 4) ; dans la bractée femelle elle se produit dès la base, quelquefois même au-dessous du niveau de son insertion. La comparaison entre la figure 25 et la figure 4 suffit pour faire comprendre que cette différence résulte simplement d'une variation dans la localisation de l'accroisement intercalaire longitudinal. En réalité, dans la bractée mâle, cet accroissement est surtout localisé à son extrême base, *au-dessous* de la première dichotomie, voire même un peu au-dessous de l'insertion de la bractée, de telle sorte que, d'une part, il reporte la première dichotomie vers le haut et que, d'autre part, il provoque la formation d'une concrescence entre les deux bractées d'un même verticille.

Dans la bractée femelle, cet accroissement intercalaire man-

que totalement au-dessous de cette première dichotomie et ne se produit qu'*au-dessus* ; il y est du reste plus actif que dans la bractée mâle et intéresse à peu près également toutes les principales dichotomies suivantes. Il y développe donc davantage la bractée mais sans y produire aucun déplacement de la première dichotomie, ni aucune concrescence bractéale.

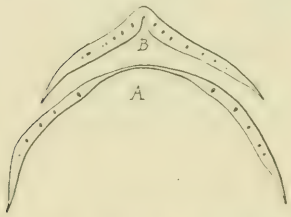


Fig. 26. — Section transversale d'une bractée d'un jeune cône femelle : A, vers sa mi-hauteur ; B, vers son sommet. Gr. 25/3.

En somme, toutes ces différences entre les bractées mâles et femelles résultent d'un léger déplacement de l'accroisement intercalaire. Et l'on peut constater que dans les bractées stériles de la base du cône femelle, C (fig. 25), il se produit une sorte d'état intermédiaire.

De même que pour la bractée mâle, le limbe de la bractée

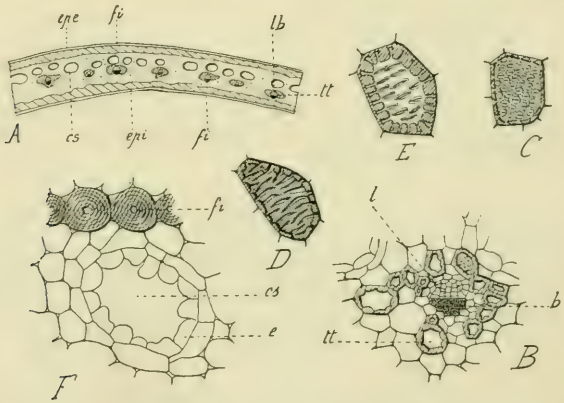


Fig. 27. — Section transversale d'une bractée femelle dans une de ses régions vascularisées terminales : A, section d'ensemble, Gr. 25/3 ; B, section d'un faisceau vasculaire, Gr. 300/3 ; C, D, E, éléments de transfusion aréolés, à ponctuations transversales aréolées et à ponctuations transversales simples, Gr. 450/3 ; F, canal sécréteur et fibres, Gr. 300/3.

cs, canal sécréteur ; *e*, épithelium ; *epi*, *epe*, épidermes intérieur et extérieur ; *fi*, fibres et sclérites fibroïdes ; *lb*, faisceau libéro-ligneux ; *tt*, tissu de transfusion.

femelle est mince dans la région médiane et épaissi de chaque côté dans les régions vascularisées (fig. 21 et 26).

De même aussi que dans la bractée mâle, les faisceaux sont accompagnés de tissu de transfusion (fig. 27 et 28). Mais ce

dernier ne s'y rencontre que dans le quart supérieur de la bractée et s'y montre un peu moins développé, bien qu'il entoure en général les cordons libéro-ligneux et puisse encore y former une lame ligneuse continue entre eux (fig. 28). Ses éléments n'y sont non plus tous isodiamétriques et aréolés ; la plupart y sont au contraire un peu allongés et pourvus de ponctuations simples ou aréolées, étirées en fentes transversales (D et E, fig. 27).

2. *Particularités anatomiques et histologiques.* — De même

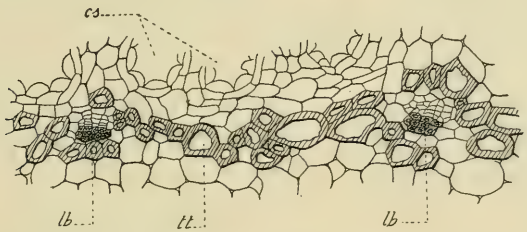


Fig. 28. — Section transversale d'une lame de transfusion reliant deux faisceaux dans le sommet de la bractée femelle. Gr. 300/3.

que les bractées des chatons, celles des cônes renferment des *canaux sécréteurs*, des *fibres* et des *sclérites fibroïdes*. Toutefois ces divers éléments y sont répartis d'une façon différente.

Ainsi les canaux sécréteurs manquent dans toute la partie inférieure de la bractée et, par suite, n'y accompagnent pas les faisceaux dans l'axe du cône. Ils sont par contre très abondants et très gros dans la partie moyenne de la bractée ; leur taille et leur nombre vont en diminuant vers le haut de telle sorte qu'ils manquent dans son sommet. Partout ils nous ont paru être toujours extérieurs aux faisceaux.

Les fibres hypodermiques de la face antérieure forment encore ici une couche continue et celle-ci s'y étend même plus bas que dans la bractée mâle. Mais comme dans cette dernière région le mésophylle est plus épais et que les faisceaux y sont plus éloignés de la face antérieure, la couche fibreuse reste bien séparée de ces derniers ; à leur voisinage il n'existe plus que quelques fibres isolées.

Les sclérites fibroïdes sont beaucoup plus abondantes que dans la bractée mâle et, surtout au sommet du limbe, elles peu-

vent former une assise hypodermique continue. Elles y sont d'un diamètre double ou triple de celui des fibres et fortement caractérisées. On en observe aussi quelques-unes dans le mésophylle et jusque dans la couche fibreuse antérieure.

De même que celui de la bractée mâle l'épiderme externe est percé de stomates enfoncés et recouvert de couches cuticulaires fortement spécialisées. Mais cette différenciation ne s'y produit que dans la partie terminale. Dans la région basale les stomates font complètement défaut et toutes les cellules épidermiques fortement étirées radialement épaississent puissamment leurs parois extérieure et latérales (fig. 29), de manière à constituer une assise protectrice qui rappelle un peu celle de la surface des graines des Légumineuses. En même temps ses couches cuticulaires se gorgent de poussière d'oxalate de calcium. A ce niveau les sclérites ont complètement disparu de la face postérieure.

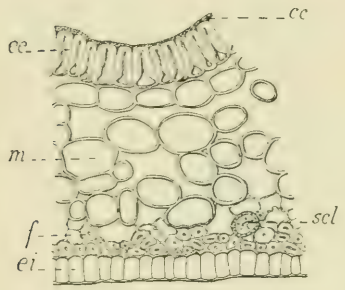


Fig. 29. — Coupe transversale d'une bractée d'un cône femelle à sa base. Gr. 325/2. *ce*, *ei*, épidermes externe et interne ; *cc*, couches cuticulaires ; *m*, mésophylle ; *f*, fibres ; *scl*, sclérite fibroïde.

C. — Structure de l'axe du cône.

1. *Système libéro-ligneux.* — De même que dans le chaton mâle, la couronne vasculaire est encore disposée en rectangle (fig. 21), mais ici la forme en est moins rigide. De plus, grâce à un moindre développement du parenchyme cortical et surtout à une hypertrophie considérable du parenchyme médullaire, les faisceaux y sont relativement beaucoup plus rapprochés de la surface. Ils y sont en outre plus fractionnés, moins massifs.

2. *Particularités anatomiques et histologiques.* — Dans le parenchyme cortical se trouvent un grand nombre de canaux glandulaires qui semblent cependant être moins gros que ceux du chaton mâle, fait peut-être en rapport avec le moindre développement du parenchyme cortical lui-même. Vers le haut,

nous l'avons dit, ces canaux ne pénètrent pas dans les bractées. Vers le bas des entre-nœuds ils semblent, comme dans l'axe mâle, se localiser près des plans de symétrie bractéaux, mais ils y subsistent toujours plus nombreux et en groupes tangentiels.

Ce parenchyme cortical renferme également quelques sclérites fibroïdes.

La moelle de l'axe du cône est hétérogène, c'est-à-dire cons-

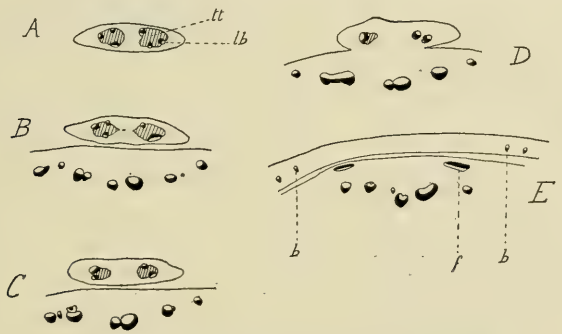


Fig. 30. — Sections transversales montrant la rentrée des tissus libéro-ligneux sous la base d'un bourgeon femelle, Gr. 25/3. A, section transversale du pédoncule : *tt*, tissus de transfusion; *lb*, faisceau libéro-ligneux. B, C, D, sections successives inférieures à la précédente : *f*, massifs libéro-ligneux floraux après leur rentrée dans le parenchyme cortical du cône ; *b*, faisceaux des bractées.

tituée par un parenchyme de grosses cellules à parois minces au milieu duquel circule un réseau lâche de petites cellules à parois épaissies, fortement ponctuées ou réticulées.

D. — Structure de la fleur.

1. *Système libéro-ligneux.* — Dans la base des fleurs femelles, de même que dans celles des fleurs mâles, le système libéro-ligneux est représenté par deux groupes situés dans le plan tangentiel (*lb*, A, fig. 30). Mais souvent ces deux groupes n'y sont plus serrés en deux massifs compacts. Chacun d'eux, en effet, comprend deux ou trois faisceaux, *lb*, nettement séparés les uns des autres bien que pourvus encore d'assez abondants tissus secondaires.

En outre dans chaque faisceau le bois montre une tendance manifeste à envelopper le liber extérieurement et à l'enfermer

dans un espace étroit (à la façon de ce qui se passe chez les Polygonées ou les Renonculacées).

Enfin dans les fleurs âgées les faisceaux sont accompagnés d'un abondant tissu de transfusion, *tt*, sur lequel nous reviendrons ultérieurement.

a. Insertion vasculaire de la fleur femelle. — L'insertion vasculaire des fleurs femelles est plus variable encore que celle des fleurs mâles, probablement en raison de la plus grande hypertrophie du tissu conjonctif qui amène une plus grande variation dans la position relative des faisceaux récepteurs et des faisceaux d'insertion.

Nous nous contenterons donc ici de décrire l'un des cas observés afin de donner une notion d'ensemble des différences qui existent à ce point de vue entre les appareils mâles et les appareils femelles.

A cet effet nous avons choisi de préférence une fleur déjà fécondée et même déjà presque arrivée à maturité, afin de montrer, en quelque sorte, le maximum de complication.

Dans la fleur en question (fig. 30 et 31), les deux ou trois faisceaux, *fl* et *fm*, de chaque groupe basilaire floral se fusionnent, en descendant, en un seul cordon qui vient se placer sur le bord antérieur de la couronne florale et y prendre une orientation renversée (*f*, fig. 30 et 31). Ce sont ces deux cordons qui rentrent ensuite dans le parenchyme cortical du cône.

Tout en pénétrant dans le parenchyme cortical les deux cordons d'insertion s'écartent l'un de l'autre dans le plan tangentiel. Puis chacun d'eux se divise en deux branches qui se tordent sur elles-mêmes, autour de leurs pôles trachéens restés contigus ou presque contigus (*o*, fig. 31), de manière à s'accoler l'une à l'autre par leurs bords précédemment libres et à reporter leur liber vers l'extérieur. Ainsi plus ou moins dédoublés, ils se dirigent vers le bord *externe* (le plus éloigné du plan floral) des faisceaux récepteurs, *a*. Mais tandis que les deux branches nées du massif de droite s'insèrent successivement et définitivement sur ce bord externe, celles nées du massif de gauche ont un sort plus complexe. Ici, en effet, la branche la plus éloignée du plan floral s'accole encore directement et définitivement au bord externe du faisceau *a*. Mais l'autre branche

reste dans le parenchyme cortical ; elle s'y tord sur elle-même en tournant son bois vers l'extérieur et lui fait faire ainsi un tour de 360°, de manière à reprendre finalement l'orientation normale. Puis alors seulement elle vient s'insérer sur le bord interne du même faisceau *a*.

Les faisceaux bractéaux *b*, encore au nombre de deux de chaque côté dans la base de la bractée axillante, se réunissent deux à deux en rentrant dans le parenchyme cortical du cône. Puis, plus bas, cet unique faisceau se divise de nouveau. Des deux branches ainsi nées du faisceau de droite, l'une vient s'accoler au bord de la branche externe produite par la division du massif floral voisin et, par suite, s'insérer plus bas sur le bord externe du faisceau *a*, tandis que l'autre va rejoindre, au delà du plan *h*, le bord interne du faisceau *a'*. En somme donc le faisceau bractéal de droite s'insère en se mettant à cheval sur l'angle, *h*, du rectangle vasculaire du cône. Quant aux deux branches nées de celui de gauche, elles se réunissent de nouveau l'une à l'autre et leur insertion se fait en bloc sur le bord externe du faisceau *a*, en deçà du plan *h*.

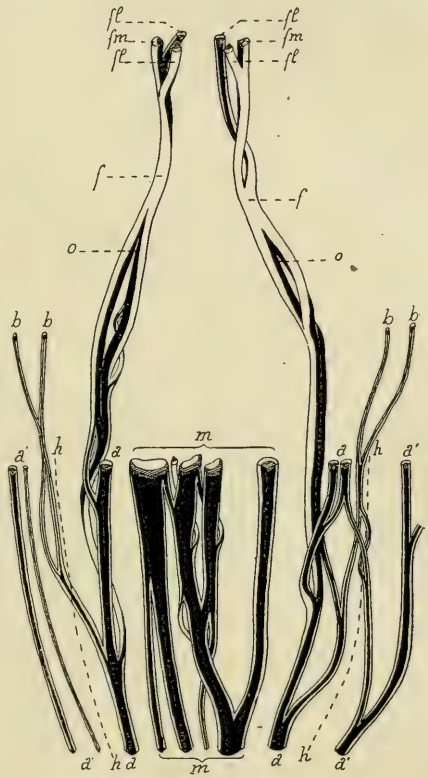


Fig. 31. — Parcours des faisceaux d'insertion dans la base d'une fleur femelle et dans la région réceptrice du cône. *fm*, *fl*, faisceaux de la base de la fleur; *f*, massifs d'insertion fournis par la réunion des précédents et à orientation renversée; *o*, région dans laquelle ces massifs se dédoublent et ramènent leur bois vers l'intérieur ; *b*, faisceaux bractéaux ; *a* et *a'*, faisceaux récepteurs en deçà et au delà de l'angle *h* du rectangle du cône ; *m*, réseau médian de ce rectangle.

En résumé, à la base de la fleur femelle, nous retrouvons

dans l'appareil vasculaire d'insertion des faits de torsion semblables à ceux déjà signalés à la base de la fleur mâle, comme aussi l'insertion des cordons floraux sur les deux bords des faisceaux *a* et l'insertion des faisceaux bractéaux dans les angles du rectangle. Mais il semble qu'ici les variantes soient plus fréquentes suivant les fleurs et aussi que les faisceaux bractéaux aient davantage tendance à s'insérer en deçà des angles.

Ajoutons que le faisceau médian (*m*, fig. 12) du cône mâle est, dans le cône femelle, représenté par tout un réseau vasculaire (*m*, fig. 31). Du reste les faisceaux de ce dernier peuvent envoyer dans le parenchyme cortical des lobes latéraux à bois renversé tout à fait analogues à ceux déjà signalés en divers points de la couronne dans le cône mâle.

b. Parcours des faisceaux dans la fleur. — L'anatomie vasculaire de la fleur femelle du *Welwitschia* est d'une interprétation horriblement difficile. Le travail et le temps que nous avons dû y consacrer représente presque la moitié de ce que nous avons donné au présent mémoire tout entier et cependant nous n'avons pas la certitude de l'avoir bien comprise. Mais du moins, grâce à l'aimable libéralité de MM. F. E. Weiss, Zacharias, Hallier et surtout de M. Pearson, il nous a été donné de pouvoir étudier ces fleurs en grand nombre, à divers stades de développement, le tout complété par des recherches sur des graines en dépôt dans la Galerie Botanique de Caen.

A l'époque où nous avons publié notre note préliminaire sur la fleur des Gnétales (**63**) nous étions arrivés à penser que, de même que la fleur mâle, la fleur femelle du *Welwitschia* ne renfermait que quatre verticilles dimères, et c'est cette explication que nous y avons formulée.

Depuis, la réception de nouveaux échantillons d'âges différents et leur étude minutieuse dans le but d'élucider certaines particularités curieuses, nous ont conduits, pour les deux fleurs, à modifier notre première opinion, sans, nous le répétons, nous avoir fourni cependant la conviction absolue que notre solution actuelle est définitive.

Dans ces conditions, nous croyons devoir étendre un peu

plus cette partie de notre mémoire afin d'y augmenter la documentation, espérant que d'autres pourront être amenés à en tirer profit.

Nous allons donc décrire et analyser un premier échantillon, mais ensuite nous en décrirons d'autres en insistant surtout sur les différences. Pour terminer, nous donnerons notre opinion personnelle, mais en indiquant également d'autres solutions possibles.

Première fleur. — Il s'agit d'une fleur fécondée et presque

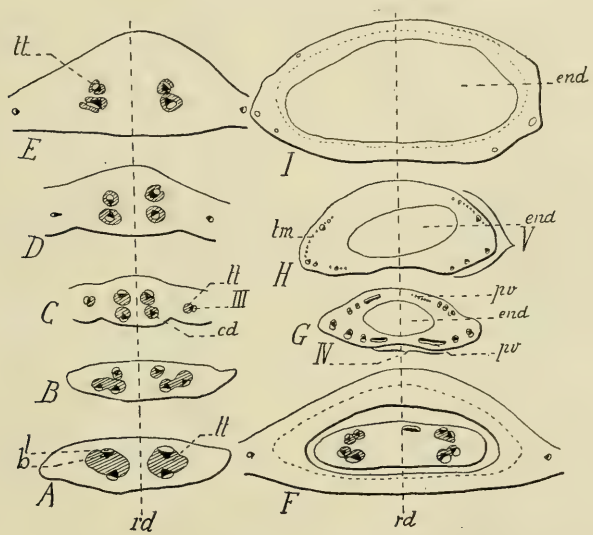


Fig. 32. — Sections transversales successives à travers une fleur femelle fécondée, et presque mûre. Gr. 25/2. *l*, liber ; *b*, bois ; *tt*, tissu de transfusion ; *cd*, faisceau caulinaire diagonal ; III, faisceau sortant dans l'enveloppe ailée (3e verticille) ; *rd* plan radial ; *end*, endosperme ; *pv*, peignes vasculaires.

mûre. Nous avons montré (p. 136) que dans l'extrême base d'une fleur femelle son système vasculaire est représenté par deux groupes libéro-ligneux situés dans le plan tangentiel parfois serrés en deux massifs.

En montant à partir de ce niveau, les deux massifs possédés par la fleur que nous étudions ici, se divisaient d'abord chacun en deux faisceaux. D'où quatre faisceaux caulinaires diagonaux ; deux à droite et deux à gauche (*lb*, A, fig. 32).

Un peu plus haut, mais encore dans le pédoncule, commencent à se détacher les faisceaux qui sortiront dans l'enveloppe

ailée (III, B, C, D, fig. 32; fig. 33 et 34). Ils sont entièrement fournis par les deux caulinaires antérieurs (1). Tant qu'ils sont dans le pédoncule, ces deux faisceaux sortants ne s'écartent que lentement, mais arrivés au niveau de séparation de l'enveloppe ailée, ils s'éloignent rapidement pour y pénétrer.

Sitôt après le détachement des deux faisceaux III, les quatre caulinaires se rapprochent en même temps de l'axe du bourgeon et du plan tangentiel. Après la sortie de ces faisceaux, ils

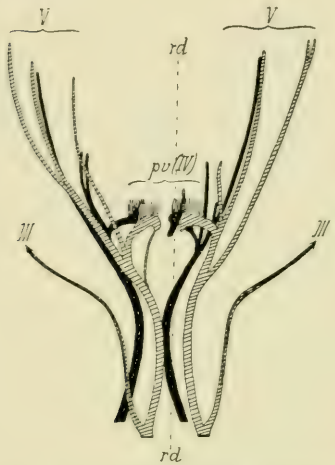


Fig. 33. — Parcours des faisceaux à l'intérieur de la même fleur femelle que fig. 32. Les distances ont été mesurées à partir du plan radial *rd*. *pv*, peigne vasculaire.

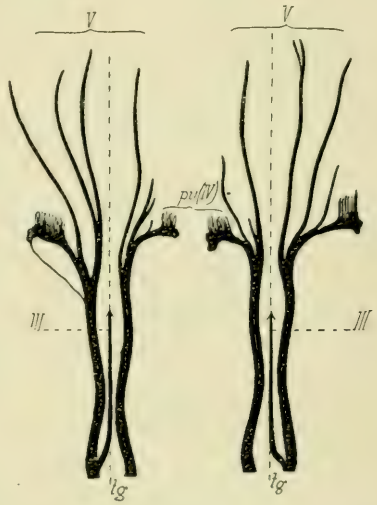


Fig. 34. — Même parcours que dans la fig. 33 mais à partir du plan tangentiel *tg*.

continuent à se rapprocher de ce dernier plan mais en s'écartant du plan radial. En même temps ils s'élargissent, en E (fig. 32), puis, bientôt, en F, se divisent chacun en deux lobes à peu près égaux qui commencent à pénétrer dans la région de la fleur élargie autour de la base de l'endosperme.

Mais alors, presque immédiatement, on voit s'allonger, à partir de celui des deux lobes qui est le plus rapproché du plan radial, une branche horizontale, quelquefois même un peu

1 Cette insertion des faisceaux de l'enveloppe ailée sur les deux caulinaires antérieurs est fréquente, mais non générale. D'autres fois en effet leur insertion se fait en même temps sur les deux caulinaires voisins, parfois même uniquement sur le caulinaire postérieur.

recourbée vers le bas, qui s'avance jusque très près du plan radial et *sur l'extrémité de laquelle se dressent verticalement ou presque verticalement*, à la façon des dents d'un peigne, *un grand nombre de lobes très grêles et très serrés* (*pv*, fig. 32, 33 et 34). Les dents de ce peigne vasculaire sont d'ailleurs assez courtes et bientôt, en montant, toute trace de cette organisation disparaît (1).

Mais, d'autre part, les deux lobes qui, nés de chaque caulinaire diagonal, sont les plus rapprochés du plan tangentiel, continuent à s'écarter du plan radial en même temps qu'ils commencent à le faire très légèrement à partir du plan tangentiel. Parfois ils subissent en outre une ou plusieurs dichotomies. Les faisceaux qui en résultent s'éteignent ensuite successivement en commençant par les plus rapprochés du plan radial, c'est-à-dire en finissant par les plus rapprochés du plan tangentiel.

Ajoutons encore que, de même que dans le reste de la fleur, l'ensemble de ceux de ces faisceaux qui sont situés en deçà du plan tangentiel, est notablement plus développé que celui de ceux qui sont situés au delà (ce fait s'est montré constant dans toutes les fleurs étudiées). Nous avons en outre observé une très légère asymétrie qui reporte les divisions de droite (à droite du plan radial) un peu plus haut que celles de gauche (c'est également là un fait que nous avons presque toujours retrouvé dans les autres fleurs).

Entre les branches libéro-ligneuses verticales bien caractérisées qui viennent d'être décrites en dernier lieu, on observe souvent une sorte de méristématisation des tissus qui rappelle celle des tissus procambiaux, sans qu'il soit possible d'affirmer que telle est sa nature. Mais ce qui est certain, c'est que cette méristématisation manque à tous les niveaux dans le plan radial, soit au-dessus des peignes vasculaires, soit entre eux, et même là où ceux-ci se rapprochent beaucoup de ce plan deux à deux.

Dans cette fleur, quoique adulte, aucun des faisceaux ne pénètre jusque dans le limbe de l'enveloppe interne. Mais tous

(1) Quelquefois ces peignes prennent la forme en « pinceau » et il semble que celle en peigne droit ou convexe n'est qu'une modification du pinceau, qui s'est produite sous l'influence d'un accroissement intercalaire inégalement localisé.

se tiennent si régulièrement près de la surface qu'il semble bien qu'ils appartiennent *tous* au système vasculaire de cette enveloppe.

Deuxième fleur. — Cette fleur était jeune encore et non fécondée mais cependant déjà bien développée. La différenciation libéro-ligneuse y est infiniment moins avancée que dans la précédente.

Les deux massifs libéro-ligneux basilaires (A, fig. 35; fig. 36) se divisent assez rapidement, en montant, l'un en trois, l'autre en quatre lobes, d'où sept faisceaux qui se disposent sur une couronne fortement aplatie dans le plan tangentiel (en C).

Puis, au niveau où le pédoncule commence à s'élargir un peu

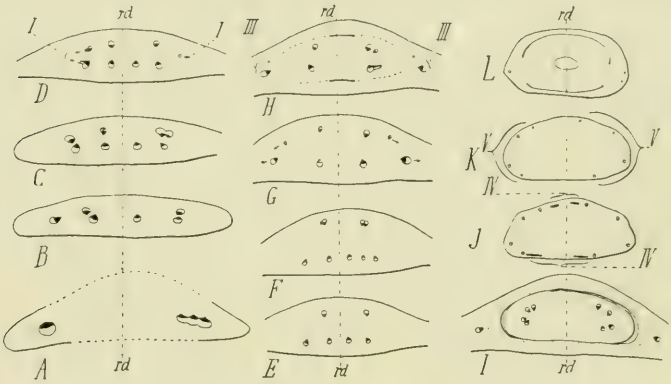


Fig. 35. — Sections transversales successives d'une fleur avant fécondation. Gr. 38/3. I, III, IV, faisceaux sortants dans les appendices successifs; *rd*, plan floral radial.

(D), on voit deux très petits faisceaux, I, s'éloigner dans le plan tangentiel, celui de gauche formé par la réunion de deux branches détachées des deux caulinaires antérieur et postérieur voisins, celui de droite entièrement formé aux dépens du caulinaire postérieur.

Ces deux faisceaux s'éteignent d'ailleurs rapidement dans le parenchyme cortical et *sans que la surface du pédoncule présente aucune trace extérieure d'appendices.* Malgré cette dernière particularité, il est bien certain que la sortie des faisceaux I rappelle l'existence du premier verticille de la fleur mâle. Du reste, nous l'avons déjà dit p. 129, dans quelques fleurs femelles il est encore possible de le voir représenté par deux très petites

bractées scarieuses situées dans le plan tangentiel (voir fig. 24).

Après cette sortie des faisceaux I, les caulinaires au nombre de six, quatre antérieurs et deux postérieurs, se rapprochent lentement et légèrement du plan radial, tandis qu'ils s'écartent au contraire du plan tangentiel. Puis l'inverse commence à se produire, et l'on voit alors, en F, G et H (fig. 35), quatre faisceaux sortants, III, se diriger, comme les précédents I, vers la droite et vers la gauche. Deux d'entre eux, qui sont

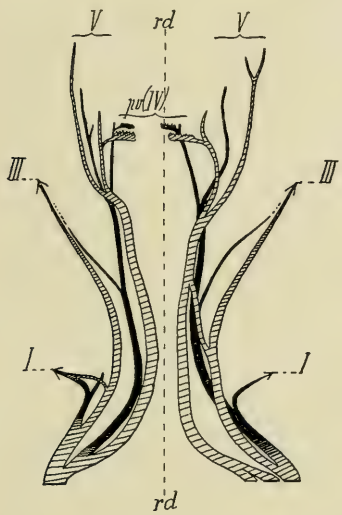


Fig. 36. — Parcours des faisceaux dans la même fleur que celle de la fig. 35, les distances ayant été mesurées à partir du plan radial. Mêmes lettres.

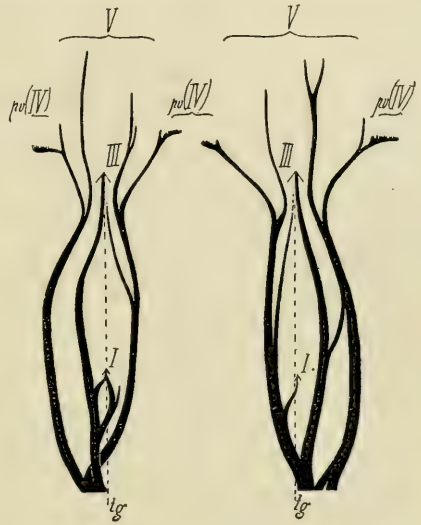


Fig. 37. — Parcours des faisceaux dans la même fleur que celle des fig. 35 et 36 mais ordonné par rapport au plan tangentiel, *tg*.

plus grêles, se sont détachés des deux caulinaires postérieurs; les deux antérieurs, beaucoup plus gros qu'eux, ne sont autres que les caulinaires antérieurs les plus latéraux eux-mêmes. Ces quatre faisceaux III s'éloignent progressivement de l'axe de la fleur, G et H, et pénètrent finalement dans l'enveloppe ailée. Les deux petits faisceaux postérieurs ne tardent pas à s'y éteindre peu après leur pénétration et, désormais, ce sont les gros faisceaux seuls qu'on y retrouve.

Lorsque les faisceaux III sont sortis, il ne subsiste dans les fleurs que quatre faisceaux caulinaires placés en diagonale dont, suivant l'habitude générale, les postérieurs continuent à être,

à tous les niveaux, plus grêles que les antérieurs. Ces quatre faisceaux continuent à s'écarter du plan radial tout en se rapprochant du plan tangentiel et pénètrent ainsi dans la base du sommet floral (en I, fig. 35).

Dès avant leur pénétration dans cette base chacun des quatre faisceaux en question s'est dédoublé, et les huit branches filles commencent bientôt à s'écarter du plan tangentiel tout en continuant à fuir le plan radial, en I.

Un peu plus haut, mais au-dessous du niveau de différenciation de l'endosperme, se détachent les branches horizontales à lobes redressés en « peignes vasculaires » (J), signalées dans la première fleur. Ici, toutefois, elles sont notablement moins développées, surtout celles de la face postérieure.

Au-dessus du niveau des peignes vasculaires les huit faisceaux subsistent sans grandes modifications, sinon que tous diminuent progressivement d'importance et que l'antérieur de droite le plus latéral se dichotomise près de son sommet.

Tous ces faisceaux s'éteignent ensuite avant d'arriver au sommet de l'endosperme, les plus rapprochés du plan radial disparaissent les premiers, les plus éloignés les derniers. Parmi ceux-ci ce sont les antérieurs qui subsistent le plus longtemps ; ils persistent même suffisamment pour arriver à *pénétrer jusque dans la base du tégument interne* (ovaire), en L.

Autres fleurs. — Dans les autres fleurs étudiées la structure vasculaire offrait les mêmes dispositions générales que nous venons de décrire dans les deux fleurs précédentes, mais elle s'y présentait d'ordinaire avec des variantes plus ou moins nombreuses.

Ainsi souvent les faisceaux I manquaient ou bien y contractaient avec les caulinaires des rapports un peu différents.

Jamais nous n'avons réussi à observer la sortie de faisceaux dans le plan radial entre les niveaux I et III. Jamais non plus rien qui pût rappeler l'existence d'un verticille II correspondant à celui de la fleur mâle. Seules les ondulations des quatre faisceaux caulinaires semblaient correspondre à l'existence de rayons de sorties dans ce plan.

Les faisceaux sortants III n'étaient souvent représentés de chaque côté que par une seule branche dont l'insertion sur les

caulinaires pouvait se faire d'une façon plus ou moins différente de celle décrite dans les fleurs précédentes.

Les « peignes vasculaires » existaient partout, mais parfois avec des aspects différents. Dans quelques cas ils prenaient la forme en balai, les dents du peigne étant placées directement dans le prolongement du manche du peigne. D'autres fois, au contraire le dos du peigne (branche horizontale) était absolument incurvé et ramenait son extrémité libre vers le bas. Une fois même, de cette extrémité libre nous avons vu descendre un faisceau qui venait se rattacher au caulinaire (nous l'avons figuré sur la fig. 34) (1).

Partout se retrouvaient les mêmes dichotomies des faisceaux diagonaux, à cela près que le niveau de leur formation pouvait varier un peu. Partout encore c'étaient les branches les plus latérales qui persistaient le plus haut et, parmi elles, celles antérieures au plan tangentiel étaient plus fortes et plus longues que celles postérieures à ce plan. Mais ces dernières, mêmes dans des graines mûres, pouvaient ne pas s'élever jusqu'au limbe ovarien et par suite n'y pas pénétrer (2).

Partout enfin les faisceaux caulinaires présentaient en montant dans l'axe de la fleur les quatre ondulations particulières décrites dans la première fleur et que nous avons montré correspondre à l'existence alternative de rayons médullaires de sorties dans les plans médian et tangentiel.

Nulle part, même dans les graines mûres, nous n'avons vu la moindre trace d'une cupule libéro-ligneuse sous la base du nucelle. C'est là un fait qui paraîtra bien particulier et bien surprenant,

(1) Le niveau des peignes vasculaires est, dans la fleur jeune, inférieur à l'extrémité basale de l'endosperme. Plus tard, il lui devient supérieur, mais c'est en conséquence de l'extension de cet endosperme vers le bas.

(2) Dans les graines mûres il se produit souvent, au-dessous du niveau où le limbe ovarien devient libre, un décollement entre l'endosperme considérablement accru vers le bas et les tissus du nucelle. De telle sorte qu'on serait tenté de faire une erreur de niveau et de prendre cet endosperme (*trophophyte* de Pearson, **74**) pour le nucelle, et les tissus nucellaires superficiels concrescents avec l'ovaire pour la paroi ovarienne ; par suite, de considérer les faisceaux qui circulent dans ces derniers comme ayant pénétré dans cette paroi. Mais un examen un peu sérieux permet de remettre les choses au point et de constater qu'en réalité souvent les faisceaux ne pénètrent pas du tout dans la paroi ovarienne et, en tout cas, qu'ils n'y pénètrent jamais que très peu.

si l'on songe au grand développement relatif pris par ce nucelle. Peut-être l'allongement tardif de l'endosperme vers le bas représente-t-il de sa part une sorte d'action parasitaire correspondant à une compensation de cette réduction de la vascularisation?

Les faisceaux décrits dans le sommet de la fleur circulent tous très près de la surface, aussi près que ceux qui pénètrent dans la base ovarienne, de telle sorte que tous, y compris les « peignes »,

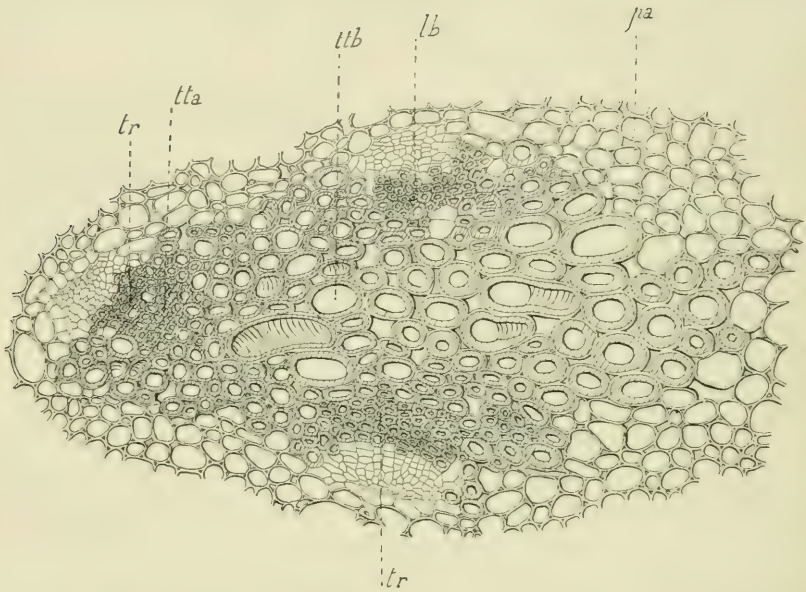


Fig. 38. — Massif de tissu de transfusion avec, à sa périphérie, les faisceaux libéro-ligneux du pédoncule de la fleur femelle. Cette figure correspond au massif de gauche de la fig. 30, B. Gr. 300/2,5.

lb, faisceaux libéro-ligneux; *tr*, premières trachées; *tta*, tissu de transfusion à cellules petites et allongées; *ttb*, tissu de transfusion à cellules larges et courtes; *pa*, parenchyme cortical.

doivent être considérés comme *appartenant à ce limbe ovarien* et aucun au nucelle.

2. *Particularités anatomiques.* — *α. Tissu de transfusion.* La fleur femelle, fécondée et arrivée à l'époque de maturité de son fruit, présente une particularité vasculaire bien curieuse, dont la fleur mâle ne nous avait donné aucune indication, non plus, du reste, que la fleur femelle elle-même encore jeune. C'est la présence d'un *tissu de transfusion* puissamment déve-

loppé qui paraît ne s'y différencier que très tardivement, *pendant la maturation du fruit.*

On le trouve à *tous les niveaux du pédoncule* et il y forme, de chaque côté du plan radial, un puissant massif, *tt* (fig. 30 et 32), dans la périphérie duquel sont plongés les faisceaux.

Vers le bas (fig. 30), ce tissu de transfusion disparaît assez rapidement au moment de la rentrée des cordons vasculaires dans l'écorce du cône.

Vers le haut (fig. 32), il persiste au contraire très longtemps, mais en se réduisant progressivement de manière à se localiser contre chaque faisceau. C'est ainsi que les faisceaux III en conservent encore contre leur face intérieure jusqu'au niveau de leur sortie dans l'enveloppe ailée, peut-être même un peu après. Quant aux faisceaux qui pénètrent dans la partie supérieure de la fleur, ils continuent à en être accompagnés jusqu'autour de la base de l'endosperme.

Ce tissu de transfusion prend d'ordinaire son principal développement contre la face interne de chaque faisceau caulinaire. Mais il s'étend souvent aussi latéralement en entourant le liber. Parfois même, surtout à un niveau situé entre la sortie des faisceaux III et celle des faisceaux ovariens (E, fig. 32), il accentue suffisamment cette extension vers l'extérieur pour enfermer complètement le liber à l'intérieur du tissu ligneux. Dans ce cas il peut arriver que le tube vasculaire ainsi formé se fende latéralement, soit d'un seul côté du faisceau, soit même des deux et l'on voit alors sur le dos du liber une bande de tissu de transfusion complètement isolée du reste. Ce sont très probablement là des particularités en rapport, d'une part, avec l'existence dans la couronne florale de plissements analogues à ceux signalés dans l'axe des cônes, plissements auxquels les faisceaux doivent d'être incurvés en gouttières ou en tubes, et, d'autre part, avec une extension considérable du tissu de transfusion sur ces plissements.

Ce tissu de transfusion n'est guère formé que de cellules finement réticulées, imitant même des cellules spiralées lorsqu'elles sont un peu étroites et allongées au voisinage des trachées, *tta* (fig. 38), mais dont les ornementations, fortement saillantes et lignifiées, reposent sur une paroi primitive

entièrement cellulosique, souvent assez épaisse. Ceux de ces éléments qui sont les plus rapprochés des trachées initiales du faisceau, sont grêles et allongés verticalement, simulant alors de vraies trachées. A mesure qu'ils sont plus éloignés vers l'intérieur ou latéralement, les éléments de transfusion se raccourcissent jusqu'à devenir isodiamétriques et réticulés; ils peuvent même finalement être un peu allongés transversalement.

En somme donc, bien que nous ayons désigné tout ce tissu sous le nom de tissu de transfusion, on pourrait peut-être, n'était son apparition tardive, soutenir qu'il renferme du protoxylème centripète, un peu spécialisé il est vrai, et que ce protoxylème passe insensiblement au tissu de transfusion. Cela se pourrait faire surtout à propos de certains niveaux des faisceaux auxquels le tissu de transfusion est réduit à quelques éléments tous placés intérieurement contre les trachées initiales et un peu allongés.

Par sa structure ce tissu de transfusion de l'axe floral se montre nettement différent de celui que nous avons signalé dans la moitié supérieure des bractées et, peut-être, serait-ce là encore un argument qui pourrait être invoqué en faveur de son interprétation comme bois centripète. Ajoutons enfin que ce tissu tend à disparaître dans les extrémités supérieures des faisceaux foliaires, là justement où celui des bractées prenait son plus grand développement.

Nous devons cependant constater que sur une section transversale il occupe, dans les deux cas, à peu près la même position au voisinage du faisceau.

Ajoutons encore que dans les « peignes vasculaires », bien qu'ils représentent évidemment des faisceaux foliaires près de leur terminaison, tous les éléments ligneux tiennent davantage du tissu de transfusion tel qu'on le trouve dans l'axe floral que des trachées ordinaires ou du tissu de transfusion terminal des bractées. Ces peignes vasculaires se montrent donc, à certains points de vue, comme des termes de transition entre les deux sortes précédentes de tissu de transfusion. En réalité ce tissu de l'axe floral est peut-être un tissu diaphragmatique chargé de suppléer à l'absence de cupule sous-nucellaire. L'époque

tardive de sa différenciation serait en rapport avec ce rôle.

β. *Fibres hypodermiques.* Dans toute la longueur de l'axe du bourgeon femelle qui est située en dessous du verticille ovarien, il se différencie sous et contre l'épiderme une épaisse couches de fibres qui rappellent celles de la face antérieure des bractées mères, sauf que leurs épaississements pariétaux n'atteignent jamais un aussi grand développement. Cette couche fibreuse se prolonge dans les appendices du verticille III et il semble bien que ce soit elle qui dans les ailes forme le tissu en zigzags signalé et figuré par Hooker (**43**), tissu qui du reste est parfaitement visible à l'œil nu dans les fruits mûrs.

γ. *Limbe ovarien.* Au niveau où le limbe ovarien se détache du nucelle, il se montre notablement plus épais de chaque côté, dans le plan tangentiel, comme si, dans cette région, il correspondait à des nervures médianes et en cela il rappelle ce qui existe dans le verticille tangentiel III sous-jacent. C'est là du reste que pénètrent ceux des faisceaux de l'ovaire qui subsistent les derniers vers le haut. C'est en outre dans ce plan que le limbe se libère en dernier du nucelle après avoir commencé à le faire dans le plan radial (L, fig. 35).

Une section transversale passant à ce niveau donne donc nettement l'impression que l'on a affaire à deux feuilles connées situées dans le plan tangentiel.

Vers le haut cet ovaire de la fleur femelle se prolonge en un tube allongé, de même que celui de la fleur mâle. Mais nulle part ce tube n'offre l'aplatissement que nous avons signalé chez cette dernière ; partout il est cylindrique. Nous avons déjà dit qu'il ne porte non plus à son sommet aucune trace de stigmate infundibuliforme.

δ. *Bandes de soutien de l'enveloppe ailée.* La formation des ailes et leur structure ont été trop bien décrites par Hooker (**43**) pour qu'il soit nécessaire d'y revenir ici. Mais nous devons signaler une particularité intéressante qu'offre l'épiderme interne de l'enveloppe ailée. Sur les deux régions tangentielles de cette enveloppe, c'est-à-dire en face de ses régions vascularisées et ailées, l'épiderme subit un puissant recloisonnement parallèle à la surface de l'organe (*er*, fig. 39). Il résulte du durcis-

sement du tissu ainsi produit deux bandes de soutien, sortes de contreforts qui semblent avoir un rôle important dans la protection du fruit comme aussi dans sa dissémination en fournissant aux ailes des bases d'attache solides.

E. — Discussion.

1. — En raison des indications morphologiques et anatomiques souvent si précises que nous venons de fournir sur la fleur femelle du *Welwitschia*, il nous semble bien que l'interprétation

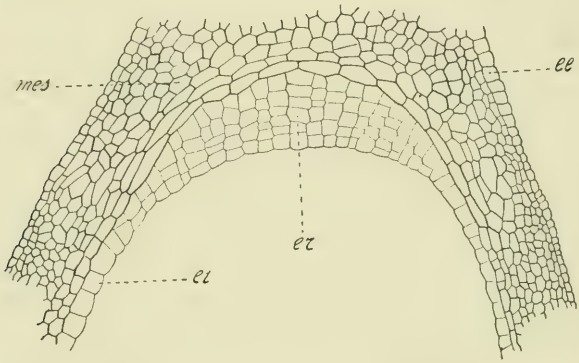


Fig. 39. — Section transversale d'un jeune fruit du *Welwitschia*, montrant l'origine épidermique des bandes de soutien à la base des ailes. Gr. 300/2.
ei, *ee*, épidermes interne et externe du limbe ovarien; *mes*, mésophylle; *er*, épiderme interne recloisonné (début de la formation des bandes de soutien).
Nota. — Cette figure devrait être orientée tangentiellement et non radialement.

de ses diverses parties inférieures ne donne aucune prise au doute. Ces parties y sont partout comparables à celles de la fleur mâle, à cela près qu'en raison de la grande compression radiale subie par le bourgeon floral, le verticille II y a complètement disparu. Quant au verticille I, toutes les fois qu'il y subsiste encore, il est facilement assimilable au verticille I de la fleur mâle. Le verticille III qui produit l'enveloppe ailée, malgré sa différenciation si spéciale, ne peut être assimilé qu'au verticille staminal. Le nombre des faisceaux sortants n'est, il est vrai, pas le même dans les deux cas ; mais il ne semble pas douteux que cela provienne d'une adaptation tardive intervenant probablement au cours d'une réduction considérable de l'appareil staminal tout entier.

En effet, si d'habitude les deux bractées dont se compose l'enveloppe ailée ne reçoivent qu'un seul faisceau qui paraît être médian, il ne faut pas oublier que parfois aussi chacune d'elles en reçoit deux, un antérieur très gros et un postérieur très grêle et très court. Ce doit être là en effet, pour nous, l'indication que la nervation actuelle de cette enveloppe est le résultat d'une réduction considérable et d'une adaptation très spéciale à partir d'une organisation qui, vraisemblablement, possédait comme les bractées végétatives deux nervures basales dichotomisées vers le haut. C'est à cette réduction et à cette adaptation qu'il faut attribuer l'absence de toute dichotomie vasculaire vers le haut de l'enveloppe, comme aussi l'inégalité de ses deux faisceaux sortants puisque, d'une part, la réduction et l'aplatissement sont généraux dans toute la fleur et que, d'autre part, le système fasciculaire postérieur y est partout plus grêle que le système fasciculaire antérieur.

Ainsi donc la nervation de l'enveloppe ailée ne serait qu'une modification de la nervation multifide habituelle des bractées végétatives. Dès lors cette notion laisse supposer que si, dans le verticille III correspondant des fleurs mâles, il existe actuellement une disposition trinerviée qui est totalement différente de celle de l'enveloppe ailée, c'est très vraisemblablement en raison de l'influence des trois synanges. Lors de la réduction progressive des sporophylles, la persistance de ces trois synanges, seuls subsistants d'un plus grand nombre, a entraîné comme conséquence immédiate la conservation des trois faisceaux qui les desservaient, tandis que ce caractère disparaissait dans la fleur femelle en même temps que les synanges eux-mêmes.

2. — Où les difficultés commencent à devenir sérieuses, c'est dans l'interprétation des parties supérieures de la fleur.

Mais continuons à comparer les deux sexes. En dépit de petites différences, comme, par exemple, la présence ou l'absence de stigmate infundibuliforme, il semble bien que l'enveloppe interne (ovaire) de la fleur femelle corresponde encore à l'enveloppe interne de la fleur mâle et de même pour le nucelle. Si, dans la fleur femelle, l'ovaire est beaucoup plus vascularisé que dans la fleur mâle, c'est qu'en étant l'organe principal, l'organe spécialement fonctionnel, il y a, malgré la réduction générale

de la fleur, conservé une partie de son importance primitive, importance depuis longtemps disparue dans la fleur mâle en même temps que la fonction.

Mais dans la fleur mâle, malgré son extrême réduction, le système libéro-ligneux nous a dénoncé encore la présence de quatre carpelles concrescents dont les deux plus importants se trouvaient dans le plan radial. En est-il encore de même dans la fleur femelle ? Ou bien devons-nous comprendre cet ovaire d'une façon différente ?

Nous avons montré qu'à tous les niveaux de cette fleur femelle, puissamment aplatie suivant le plan tangentiel et non à peu près cylindrique, comme l'est encore la fleur mâle surtout à son sommet, toute la vascularisation subsistante se trouve à droite et à gauche. Même au niveau où il se détache du nucelle, le limbe ovarien n'est, lui aussi, vascularisé que dans le plan tangentiel et il y offre même les apparences d'une nervure principale.

Nous pouvons donc supposer tout d'abord que l'aplatissement de l'ovaire intervient pour une large part dans la production des différences constatées entre les deux sexes. Cependant nous ne pouvons oublier complètement que, dans la fleur mâle, les seuls faisceaux pénétrant dans l'ovaire sont ceux du plan radial, tandis que dans les fleurs femelles, nous venons de le répéter, les seuls faisceaux pénétrant dans le limbe ovarien sont ceux du plan tangentiel.

Comment expliquer de telles différences ? Plusieurs interprétations nous semblent possibles, nous allons les donner successivement.

Première Interprétation. — Les carpelles antéro-postérieurs (ceux du verticille inférieur IV) sont seuls développés et toute la nervation ovarienne leur appartient. Si, au niveau où le limbe ovarien devient libre du nucelle, il est plus vascularisé et plus épais dans le plan tangentiel, c'est parce que les deux carpelles en question, de même que les bractées ordinaires des cônes, plus même qu'elles, en raison de la compression radiale, sont minces et sans faisceaux dans le plan médian, épaisses et vascularisées plus près de leurs bords. Leur concrescence marginale s'étant, pour cette raison, produite aux dépens de leurs

régions latérales épaisses et vascularisées, il est tout naturel que l'épaisseur et la vascularisation de la paroi ovarienne se retrouve à droite et à gauche dans le plan tangentiel.

Dans cette interprétation, c'est le carpelle antérieur tout entier qui serait plus développé que le postérieur (voir les figures 36 et 37) et il n'y aurait, dans la fleur femelle, aucune trace des carpelles tangentiels V que renferme l'ovaire de la fleur mâle.

Quant aux « peignes vasculaires », ils pourraient, dans cette hypothèse, être considérés comme comparables aux nervures internes d'une bractée du cône, c'est-à-dire à celles qui sont les plus rapprochées de son plan médian et qui sont nées de la première dichotomie bractéale ; dans la bractée mâle, ils correspondraient aux branches pennées (voir fig. 4). Ces branches se seraient, de préférence aux autres, spécialisées pour jouer un rôle analogue à celui d'une cupule sous-nucellaire, parce que, grâce à la compression de l'ovaire, elles se trouvaient plus rapprochées de la macrospore.

Deuxième Interprétation. — Le verticille IV, de même que le verticille II auquel il est directement superposé, a été complètement atrophié par la compression radiale, et tout le système libéro-ligneux ovarien appartient aux deux carpelles V situés dans le plan tangentiel.

Si l'amincissement médian que montre le limbe des bractées du cône n'est pas représenté dans ces carpelles, c'est qu'en raison de la compression radiale de la fleur, l'accroissement intercalaire, qui le produit d'ordinaire, ne s'y est pas développé (nous avons décrit un cas accidentel analogue dans l'une des bractées d'un chaton, voir p. 104). Par suite les deux régions vascularisées latérales de chaque carpelle (voir fig. 34), quoique restant encore distinctes, seraient en réalité, rapprochées l'une de l'autre contre le plan tangentiel.

Quant aux « peignes vasculaires », ils ne représenteraient dans cette hypothèse que les parties les plus latérales du système vasculaire des deux carpelles subsistants (comparer la fig. 37 aux fig. 4 et 25) et leur spécialisation rappellerait celle des régions placentaires.

Dans chaque carpelle sa moitié située en avant du plan

floral tangentiel serait plus développée que sa moitié postérieure.

Troisième Interprétation. — Le verticille médian IV est très réduit par la compression, mais non complètement atrophié. C'est lui que représentent les « peignes vasculaires », le reste du système vasculaire appartenant aux carpelles latéraux V.

Dans cette dernière hypothèse la spécialisation des carpelles IV pourrait s'expliquer de la façon suivante. C'est à eux qu'appartient l'ovule et, alors qu'ils ont dû se réduire sous l'influence de la compression radiale de la fleur, ils ont limité leur rôle au service vasculaire de cet ovule. Peut-être même y aurait-il là également l'explication de la réduction de l'ovule lui-même à son nucelle.

En ce qui concerne les carpelles latéraux, nous n'avons qu'à répéter les explications déjà fournies dans la deuxième interprétation, sauf cependant en ce qui concerne les peignes vasculaires, puisque ces derniers ne leur appartiendraient plus.

Nous ne croyons pas que la première interprétation puisse être retenue bien longtemps. Le grand développement des carpelles dans un plan où la compression a fait avorter les autres feuilles ne semble guère admissible. D'autre part, il semble également difficile d'admettre que ce soit précisement la région la plus médiane du carpelle qui se soit spécialement adaptée pour le service de l'ovule.

Les deuxième et troisième interprétations paraissent l'une et l'autre beaucoup plus acceptables. Mais, surtout en souvenir de l'ovaire de la fleur mâle, nous penchons plutôt pour la troisième.

Nous avons en effet montré que, dans l'ovaire nettement tétracarpellé de cette fleur mâle, la réduction avait davantage porté sur les carpelles tangentiels V que sur les carpelles radiaux IV, probablement en raison de leur développement plus tardif.

C'est là pour nous l'indice que, dans la fleur hermaphrodite d'autrefois, lorsque commença sa régression, les *carpelles antéro-postérieurs ont dû*, en raison de la précocité de leur formation, *devenir prédominants dans l'ovaire*. Puis, seuls ils seraient restés fertiles. Finalement, un seul de ces deux carpelles, l'antérieur qui aujourd'hui encore est le plus développé

des deux, aurait continué à être ovuligène. C'est à lui qu'appartiendrait l'unique ovule actuel.

D'autre part, lorsque la régression florale en vient à séparer les sexes, les carpelles antéro-postérieurs de la fleur femelle auraient encore conservé leur fonction ovuligène, mais sous l'influence croissante de la compression radiale, ils auraient perdu leur prédominance morphologique et se seraient atrophiés peu à peu, ne subsistant en quelque sorte que pour le service alimentaire de l'ovule. C'est ainsi que leur système libéro-ligneux se serait entièrement adapté à ce but et aurait pris la forme en « peignes vasculaires ».

En somme, nous croyons que dans la fleur femelle, comme dans la fleur mâle, il existe un ovaire uniloculaire formé de quatre carpelles coalescents.

Dans la fleur mâle qui est à peine comprimée, les deux carpelles antéro-postérieurs du verticille inférieur IV sont restés encore prédominants comme chez les ancêtres ; par suite, ils sont plus longuement vascularisés, influent encore puissamment sur la forme du style qui en reste aplati et, probablement, fournissent entièrement le stigmate infundibuliforme.

Dans la fleur femelle, au contraire, sous l'influence d'une puissante compression médiane entre la bractée mère et l'axe du cône, ces deux carpelles se sont progressivement atrophiés, en laissant passer la prédominance aux carpelles latéraux et en réduisant leur système vasculaire à de simples appareils diaphragmatiques entièrement attachés au service de l'ovule.

Résumé.

1. — Dans le rectangle vasculaire du cône femelle, comparé à celui du cône mâle, il y a, en raison d'une hypertrophie notable du tissu conjonctif médullaire, morcellement des cordons libéro-ligneux.

2. — Mais, en dépit de cette particularité, on y retrouve les *plissements longitudinaux* déjà signalés dans le cône mâle et ces plissements y produisent également, d'une part, la courbure des faisceaux principaux en gouttière ou en tube et, d'autre

part, le transport dans le parenchyme cortical de faisceaux à orientation habituellement renversée.

Contrairement à ce qui se produit dans la plante mâle, la forme des faisceaux en gouttière ou en tube, se retrouve *jusque dans la fleur*, démontrant par là que la disposition plissée de la couronne vasculaire s'étend jusque dans cet organe.

3. — La bractée femelle montre le même système libéro-ligneux *dichotomique* que la bractée mâle, mais avec quelques variantes.

Ainsi une modification de l'accroissement intercalaire fait que les premières dichotomies s'y trouvent dans la base même de la bractée. La ramification vasculaire y est aussi plus abondante avec tendance plus accusée vers la disposition *pennée* et avec commencement de nervation *réticulée*.

Le *tissu de transfusion*, encore bien développé, y est cependant un peu moins abondant que dans la bractée mâle aux extrémités des nervures. Par contre, les *canaux glandulaires* y sont plus nombreux ; ils sont en outre localisés dans la moitié supérieure du limbe, au lieu de l'être dans sa moitié inférieure.

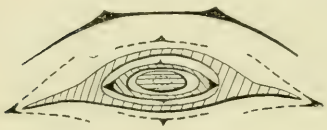


Fig. 40. — Diagramme de la fleur femelle du *Welwitschia mirabilis*.

4. — Dans toute la fleur femelle la compression exercée par sa bractée axillante a provoqué une *atrophie* considérable ou même la *disparition* totale des pièces appendiculaires situées dans le plan médian.

Par contre, dans la partie terminale purement femelle de cette fleur, l'atrophie des régions voisines du plan tangentiel est beaucoup moins grande que celle de la fleur mâle. Les carpelles, malgré leur réduction, y montrent encore en effet la nervation dichotome caractéristique des bractées ordinaires.

5. — Le système fasciculaire postérieur au plan tangentiel est, à tous les niveaux, plus réduit que le système antérieur.

6. — De même que la fleur mâle, la fleur femelle comprend *cinq verticilles* de pièces décussées (fig. 40).

Le verticille I, situé dans le plan tangentiel, est presque toujours avorté. Il peut cependant être encore représenté par

des faisceaux sortants, ou même parfois par de petites bractées encore bien caractérisées. Le verticille II, dans le plan radial, est toujours entièrement avorté. Le verticille III se différencie en enveloppe ailée.

Les verticilles IV et V sont coalescents en un ovaire uniloculaire à placentation basilaire. Dans le verticille IV très réduit, le système libéro-ligneux est transformé en une sorte de tissu diaphragmatique qui semble s'être spécialisé pour le service du nucelle. Dans le verticille V chaque mériphyte vasculaire comprend encore *deux faisceaux sortants dichotomes* vers le haut.

7. — Tous les faisceaux de l'axe de la fleur femelle sont pourvus d'un abondant *bois de transfusion* intérieur et latéral, histologiquement différent de celui des bractées et qui, au voisinage des pôles trachéens et à certains niveaux, prend un aspect qui pourrait le faire considérer comme un véritable bois centripète. Mais l'époque d'apparition de ce tissu de transfusion est *tardive*. Elle est en effet bien postérieure à la fécondation et contemporaine de la maturation du fruit avec laquelle elle semble, par suite, avoir quelque rapport physiologique.

Sa position le long des faisceaux du système vasculaire de cet axe est inverse de celle dans les bractées, car au lieu d'être uniquement au voisinage du sommet des nervures bractéales, il est au contraire surtout développé contre les cordons caulinaires de l'axe et ne se continue que dans la base des faisceaux sortants. Il disparaît et s'éteint dans leurs parties terminales à l'intérieur des appendices, sauf peut-être cependant dans les « peignes vasculaires » de l'ovaire. Il disparaît également vers le bas dans les cordons d'insertion de l'axe floral sur le cône.

8. — Malgré la grande réduction de toutes les pièces florales femelles, la nervation ordinaire des bractées, comprenant à la base *deux faisceaux* qui se dichotomisent vers le haut, s'y retrouve encore, parfois, dans l'enveloppe ailée et, toujours, dans l'ovaire.

9. — Il semble que, dans la fleur femelle et au point de vue strictement morphologique, la disparition du stigmate évasé corresponde à l'atrophie considérable des carpelles antéro-postérieurs. Peut-être cependant, ainsi que nous le montrerons

ultérieurement, l'existence du stigmate dans la fleur mâle représente-t-elle une adaptation entomophilique nouvelle?

10. — Il est remarquable qu'à aucun moment, même après la fécondation, le nucelle ne possède *aucune trace de cupule vasculaire* sous-jacente. Peut-être ce fait est-il, par substitution, connexe de la transformation du mériphyte libéro-ligneux des carpelles IV en « peignes vasculaires » plus ou moins diaphragmatiques? connexe également de la formation tardive du tissu de transfusion caulinaire ?

11. — De même que les bractées mâles, les bractées femelles renferment des *fibres hypodermiques* formant une couche continue sous l'épiderme antérieur, des *sclérites fibroïdes* et des *canaux sécréteurs*. Toutefois l'importance relative et la répartition de ces diverses particularités y sont différentes.

L'épiderme des mêmes bractées rappelle également par son mode de différenciation ce qui existe dans les bractées mâles, sauf cependant dans leur région basilaire. Là en effet, par une sclérification puissante de ses cellules, il se transforme en un puissant *moyen de protection*.

De même l'axe du cône renferme des canaux sécréteurs de répartition et de taille un peu différentes, mais il possède en plus quelques sclérites fibroïdes dans l'écorce et une moelle hétérogène.

12. — Dans la fleur femelle, assurément en raison de sa plus grande persistance et de son rôle spécial, il existe sous l'épiderme de l'axe une puissante couche de fibres qui manquaient dans la fleur mâle, et c'est un prolongement de cette couche fibreuse qui, recouvert par l'épiderme, forme les ailes dorsales du troisième verticille devenu disséminateur en même temps que protecteur.

III. — RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET DISCUSSION

A. — Valeur morphologique des chatons et des cônes.

1. — L'organisation du chaton mâle du *Welwitschia* et celle de son cône femelle son identiquement semblables : *un axe portant des bractées décussées, chacune axillante d'un seul bourgeon floral*

médian. Ainsi donc, malgré l'autorité de Pearson (**74**), il ne semble pas douteux que ces deux organes soient homologues pièce à pièce.

Ce qui distingue le chaton et le cône l'un de l'autre, en outre de la différenciation particulière de leurs bourgeons sexués et de l'intensité plus ou moins grande de quelques particularités anatomiques, c'est un nombre moindre de verticilles dans le cône et surtout l'hypertrophie considérable de toutes ses pièces constituantes, en particulier celle de son axe lui-même. C'est de cette façon que les cônes, avec moins de verticilles, deviennent finalement beaucoup plus gros que les chatons.

Dans deux appareils aussi semblables d'organisation nous devons nous attendre à rencontrer des fleurs également homologables.

2. — Dans le cône comme dans le chaton les verticilles basilaires et les verticilles terminaux sont *stériles*.

A la limite de ces régions stériles se trouvent quelques verticilles de transition dont les fleurs sont stériles et possèdent encore parfois certaines particularités végétatives qui, d'ordinaire disparues dans les fleurs fertiles, servent à faire comprendre ces dernières.

B. — Nervation dichotomique des bractées mères.

1. — La comparaison des bractées normales sur les chatons et sur les cônes, de même que la connaissance de certaines bractées à structure exceptionnelle, nous ont démontré que la nervation de toutes ces bractées appartient au type *dichotomique* (1) et rappelle un peu celle des feuilles du *Ginkgo*. Toutefois ce type fondamental présente fréquemment quelques modifications secondaires.

a. A de rares exceptions près, il se produit dans le plan médian de la bractée *une région longitudinale d'accroissement intercalaire*, sous l'influence de laquelle les deux moitiés latérales

(1) D'après divers auteurs, cette disposition dichotomique se rencontre également, quoique réduite, dans les cotylédons du *Welwitschia*. Il semble à peu près certain qu'elle existe également dans la base des deux uniques feuilles du tronc.

de sa nervation dichotomique sont *largement écartées l'une de l'autre*, le limbe restant très aminci dans toute cette région médiane séparatrice.

C'est à cette bande d'accroissement intercalaire prolongée vers le bas qu'est également dû le grand écartement des deux faisceaux d'insertion de la bractée sur l'axe du chaton (ou du cône).

b. Toutes les bractées subissent en outre un *accroissement intercalaire perpendiculaire au précédent*, mais dont la répartition est différente sur les cônes ou sur les chatons.

Sur ces derniers cet accroissement est surtout localisé *immédiatement sous la base des bractées*, un peu au-dessous de leur niveau d'insertion, au-dessous aussi de la première dichotomie de chacune des deux nervures d'insertion.

Il en résulte : 1° que sur les chatons cette première dichotomie est, dans la bractée adulte, *reportée jusque vers le milieu de la longueur du limbe* et qu'au-dessous d'elle il existe une sorte de gaine ; 2° que les deux bractées d'un même verticille sont connées entre elles le long de cette gaine.

Sur les cônes, cet accroissement intercalaire ne se produit plus uniquement sous l'extrême base des bractées, mais à peu près uniformément dans toute leur longueur. Par suite, les premières dichotomies de la nervation *y restent en place dans la base* des bractées ; les dichotomies successives du limbe y sont en outre beaucoup *plus régulièrement espacées*, à direction *plus longitudinale* et, enfin, les bractées elles-mêmes *ne sont plus connées*.

c. Les ramifications ultimes des dichotomies, surtout celles qui sont les plus rapprochées du plan de symétrie, tendent à prendre la disposition *pennée*.

d. Dans les bractées femelles, chez lesquelles le mériphyte vasculaire acquiert un plus grand développement, des anastomoses produites entre les ramifications dichotomes concourent à l'établissement d'une nervation *réticulée*.

En somme donc, *la nervation des bractées est originairement dichotome dès la base, mais elle peut, dans le bas, être modifiée par l'accroissement intercalaire et, dans le haut, produire un commencement d'organisation pennée ou même d'organisation réticulée*.

C. Morphologie du bourgeon floral.

I. — *Le bourgeon est une vraie fleur.* Chez le *Welwitschia* le bourgeon axillaire de chacune des bractées du cône et de celles du chaton est une vraie *fleur.*

L'organisation primitive de ce bourgeon est nettement la même dans les deux sexes. Elle comprend *cinq verticilles successifs de feuilles décussées* dont le premier se trouve dans le plan tangentiel. Cette organisation s'est montrée tout particulièrement évidente dans les fleurs stériles anormales de la base de certains chatons, grâce au grand allongement relatif de leurs entre-nœuds.

C'est là un fait qui contredit victorieusement l'opinion de Miss Sykes (**92**) d'après laquelle la fleur des Gnétales ne serait formée que par les bords fertiles de la bractée mère (à la façon d'un épi d'Ophioglosse).

1. Dans la fleur mâle les deux verticilles inférieurs sont réduits à des *bractées scarieuses* plus ou moins connées, qui peuvent parfois encore recevoir des faisceaux très réduits, mais qui peuvent également n'en recevoir aucune trace ;

Le troisième verticille est synangifère ;

Les quatrième et cinquième verticilles sont concrescents en un *ovaire uniloculaire*, à placentation *basilaire*, prolongé en un *long style creux* que termine un *stigmate infundibuliforme.* Dans cet ovaire il ne se trouve qu'*un seul ovule*, *basilaire*, *orthotrope*, *dressé*, *réduit au nucelle et stérile*, comparable à celui du *Juglans* (**96**, **7**) ou du *Myrica* (**57**, **50**) et qui, comme chez ces plantes, est vraisemblablement d'origine *foliaire.*

Dans cette fleur mâle les carpelles (antérieur et postérieur) du verticille radial IV sont prédominants sur ceux (droite et gauche) du verticille tangentiel V.

2. Dans la fleur femelle le premier verticille est d'ordinaire entièrement *disparu.* Parfois cependant il y est encore représenté soit par *deux petites bractées*, soit simplement par *deux faisceaux* très réduits et très courts qui sortent dans le parenchyme cortical de l'axe.

Le deuxième verticille est toujours *entièrement avorté.*

Le troisième est transformé en *une enveloppe ailée.*

Le quatrième et le cinquième sont, comme dans la fleur mâle, concrescents en un *ovaire uniloculaire*, à placentation *basilaire* et prolongé en un *long style creux*. Mais le stigmate est très petit et nullement *infundibuliforme*. A l'intérieur de cet ovaire se trouve encore *un seul ovule orthotrope, dressé et réduit au nucelle* qui semble terminer l'axe floral ; mais cet ovule est *fertile*.

Dans cette fleur femelle les carpelles (antérieur et postérieur) du verticille radial IV sont beaucoup plus réduits que ceux (droit et gauche) du verticille tangentiel V.

II. — *Les fleurs mâle et femelle dérivent d'une fleur hermaphrodite.* 1. L'unité d'organisation de la fleur mâle et de la fleur femelle, venant s'ajouter à l'identité des chatons et des cônes qui les portent, indique, semble-t-il, d'une façon péremptoire qu'elles ont une origine commune. Et dès lors il paraît évident que, comme le pensait Hooker (43), *dans chaque sexe la fleur s'est spécialisée aux dépens d'une fleur primitivement hermaphrodite* par atrophie relative de l'un ou de l'autre verticille sexué, ou mieux par sa transformation fonctionnelle (1).

α. Nous avons montré que dans la fleur mâle l'ovaire subsiste encore quoique réduit et sans fonction sexuelle directe. Il y a été transformé partiellement en *un organe nectarifère servant à attirer les insectes* et à favoriser ainsi la fécondation croisée. C'est même vraisemblablement lors de cette substitution fonctionnelle que son ancien stigmate a pris un énorme développement, est devenu infundibuliforme et s'est couvert de papilles nectarifères, celles-ci se substituant au sommet du nucelle pour la sécrétion de la gouttelette liquide.

β. Dans la fleur femelle le verticille mâle a complètement perdu ses sporanges et s'est transformé en un *organe protecteur et disséminateur* du fruit. Il ne garde donc aucune trace de son rôle antérieur.

γ. D'une façon générale les fleurs actuelles du *Welwitschia*

(1) En raison de cette origine hermaphrodite des fleurs du *Welwitschia*, origine qui rappelle celle des inflorescences unisexuées des Amentales, il ne serait pas étonnant que, de même que chez ces dernières, on retrouvât accidentellement des fleurs encore bisexuées. Il y aurait même lieu de les rechercher.

sont *comprimées entre l'axe support et la bractée mère*, mais les effets de cette compression se sont beaucoup plus fait sentir dans la fleur femelle que dans la fleur mâle. C'est à cette compression qu'y sont dues non seulement la spécialisation des ailes aux dépens du troisième verticille, mais encore la disparition totale du deuxième verticille ainsi que l'extrême réduction des carpelles antéro-postérieurs du quatrième verticille.

2. Il n'est pas possible de dire si les appendices des deux verticilles inférieurs des fleurs du *Welwitschia* représentent *un ancien périanthe ou simplement d'anciennes bractées*. Mais la présence de faisceaux sortants dans le parenchyme cortical même lorsque les appendices manquent extérieurement, ou au moins l'existence de mailles de sorties dans la couronne caulinaire en face de leur position virtuelle, semblent bien indiquer que ces appendices sont des organes *en voie d'atrophie*. Ces faits contredisent au contraire la théorie d'Eichler, d'Engler et de leurs disciples d'après laquelle ils représenteraient des organes en voie de formation. On comprendrait en effet difficilement que les faisceaux et les mailles en question se fussent formés profondément dans les tissus avant l'apparition des organes superficiels qu'ils étaient appelés à desservir.

Dès lors il est fort possible et même vraisemblable que les ancêtres du *Welwitschia* aient possédé au-dessous de leurs verticilles sexués des appendices plus nombreux et plus développés que ceux de la plante actuelle.

III. — *a. Androcée.* 1. Dans le verticille mâle les sporanges sont groupés par trois et, dans chaque groupe, ils sont *concrescents en un synange* (1). Ils y sont *terminaux et dressés*. La déhiscence de chacun d'eux est *bivalvaire* et *longitudinale*. De même qu'habituellement dans les synanges, les fentes de déhiscence sont un peu déjetées latéralement vers l'intérieur du groupement ; elles s'y sont par suite groupées en une étoile à trois branches.

(1) Thibout (**93**, p. 216 et fig. 22, pl. xv) a observé qu'un de ces synanges triloculaires était accidentellement remplacé par un groupe de deux synanges biloculaires.

Leur assise mécanique est *épidermique* et séparée du tissu sporogène par un peu de tissu à parois minces; c'est là une organisation qui rappelle celle des Fougères et des Gymnospermes, non celle des Angiospermes. Mais, contrairement à l'opinion de THIBOUT (93), il y existe des épaississements *localisés* rappelant ceux des Angiospermes; ils y forment des *fers à cheval* convexes vers l'extérieur et généralement croisés au milieu de la paroi épidermique externe.

2. La position *terminale* des synanges du *Welwitschia* au sommet des sporophylles semble résulter d'une *réduction considérable* qui aurait frappé le limbe de ces derniers. Le tube staminal et les pédoncules de ces synanges ne paraissent pas en effet représenter le limbe sporophyllien lui-même, mais plutôt résulter d'une *accrescence* établie dans les tissus d'attache des synanges sur ce limbe.

b. Gynécée. 1. L'interprétation gymnospermique de l'appareil femelle terminal (nucelle et enveloppes) offre de nombreuses difficultés auxquelles se sont heurtés la plupart des botanistes et d'où est sortie la grande variété d'explications que nous avons relatées dans notre historique.

La notion d'un *ovaire terminant la fleur*, notion qu'apporte l'anatomie, facilite au contraire singulièrement la compréhension des faits en permettant, ainsi que nous l'avons montré, d'assimiler le nucelle à un *ovule basilaire, dressé et orthotrope*, semblable à celui de certaines Dicotylédones, mais qui serait en plus *réduit au nucelle*.

En outre, cet ovule réduit, qu'on s'obstinait à considérer, contrairement à tout ce qu'on observe chez les plantes séminifères, comme d'origine caulinaire et formé par la transformation du sommet végétatif de l'axe floral, se montre ainsi comme ayant son origine *foliaire* habituelle.

Le nucelle (ovule réduit) dépend donc de l'un des macrosporophylles dont est formé l'ovaire. S'il a dans cet appareil une position qui le fait paraître terminal de l'axe floral, c'est en conséquence du privilège qui lui a permis de subsister *seul de tous les ovules qui, probablement, existaient précédemment*. Il s'est produit en cela, chez le *Welwitschia*, un fait analogue à celui expliqué par BENSON et KERSHAW (7, p. 68) chez le

Juglans regia, le *Myrica Gale* et le *Rheum undulatum* (1), chez lesquels l'unique ovule, lui aussi basilaire, dressé et orthotrope, semble également prolonger et terminer l'axe floral. C'est encore un fait du même genre, du reste, qui chez l'*Actæa*, les Légumineuses ou les Prunées, par exemple, a, malgré son origine certainement latérale, placé l'unique carpelle subsistant dans le prolongement de l'axe floral.

Toutefois, contrairement à l'opinion de Benson et Kershaw en ce qui concerne le *Juglans regia*, nous croyons que l'ovule du *Welwitschia* a toujours été orthotrope et que son orthotropie actuelle n'est nullement un retour après passage par la forme anatrope.

2. Il semble que cet ovule réduit, probablement seul subsistant de tout un groupe primitif, dépende plus spécialement du carpelle antérieur (verticille IV).

3. Si l'ovule du *Welwitschia* ne possède qu'un nucelle et aucun tégument comparable à celui du *Juglans*, c'est en conséquence d'une *réduction* plus considérable que dans ce dernier genre, réduction qui du reste a affecté l'ovaire lui-même.

Cet ovaire en effet, bien qu'anatomiquement tétracarpellé, n'est-il pas tellement réduit qu'il a pu, par beaucoup de botanistes éminents, être considéré comme ne représentant qu'un simple tégument ovulaire ? Les carpelles antéro-postérieurs, en particulier, n'ont-ils pas été tellement réduits par la compression entre l'axe du cône et la bractée mère que leur système vasculaire se présente sous l'aspect de simples « peignes vasculaires » ? Cette réduction considérable de l'ovaire dans le phyle des Gnétales l'a, probablement, d'abord amené *à se coller contre l'ovule*, à doubler en quelque sorte le tégument propre de ce dernier. Dans la suite, le tégument propre étant ainsi devenu inutile *a disparu par régression*, à la façon du tégument

(1) Pearson (**74**) a, il est vrai, essayé d'établir la nature axiale du nucelle en s'appuyant sur l'existence de macrospores accidentelles, successivement superposées dans l'axe de certains cônes du *Welwitschia*. Mais, sur ce point nous sommes d'accord avec Miss Sykes (**92**, p. 207), nous croyons que ces faits, malgré leur précision, ne sont pas probants. Nous pensons en effet qu'en morphologie *il est impossible de baser des preuves sur des anomalies*, parce qu'il nous est impossible de distinguer les faits anormaux par rappel ancestral de ceux par accident. Ces anomalies peuvent suggérer des idées, des interprétations, mais non servir à les prouver.

interne dans l'ovule des Ombellifères et des Gamopétales.

4. Le sommet du nucelle du *Welwitschia* est, au moins dans la fleur femelle, *sécréteur d'un liquide collecteur du pollen*, de même que chez les Gymnospermes (y compris les Ptéridospermées). Cette particularité s'y montre donc comme un fait de persistance d'un état de choses ancestral. Mais tandis que, au moins chez les Gymnospermes actuelles, le liquide, conduit par le micropyle, vient perler au sommet de ce dernier, chez le *Welwitschia* c'est le *tube stylaire*, substitué progressivement au tube micropylaire lors de la réduction de l'ovaire et de la disparition consécutive du tégument ovulaire, *qui conduit le liquide à la rencontre des poussières polliniques*.

En somme, pour la cueillette du pollen, l'ovaire est arrivé à suppléer fonctionnellement le tégument ovulaire, d'abord en voie de régression, puis finalement disparu, absolument comme il l'a fait pour la protection du nucelle.

5. Dans la fleur mâle dont le verticille femelle est devenu asexuel, cette même goutelette a, elle-même, été suppléée par un liquide sucré que sécrètent les papilles du stigmate et qui sert maintenant à attirer les insectes et à favoriser la fécondation croisée (1). C'est même vraisemblablement en raison de l'importance de ce rôle nouveau que le stigmate y a pris un développement absolument inconnu dans la fleur femelle.

c. Compression radiale des fleurs. Nous avons montré qu'en raison de l'hypertrophie de l'axe dans le cône femelle et de la résistance des bractées à l'extension diamétrale, les fleurs femelles y *sont très puissamment comprimées dans le plan radial et comme aplaties dans le plan tangentiel*, surtout en ce qui concerne leur partie basale.

C'est ainsi que ceux de leurs appendices qui appartiennent au plan de compression (plan radial) sont soit *complètement atrophiés* (verticille II), soit au moins *considérablement réduits* (carpelles du verticille IV). Ceux du plan tangentiel sont eux-mêmes *très aplatis dans ce plan*, soit jusqu'à l'atrophie souvent

(1) Voir Pearson (**73**, p. 278). Des faits analogues ont été signalés par Beccari (**6**, 1877), Karsten, (**47**, p. 348-49, 1892-93) et Lotsy (**65**, 1899) chez les *Gnetum*, ainsi que par Jaccard (**44**, 1894) et Porsch (**75**, p. 404, 1910) chez les *Ephedra*.

complète (verticille I), soit jusqu'à constitution d'ailes dorsales par lamination (verticille III), soit simplement jusqu'à la forme carénée (carpelles du verticille V).

C'est donc à cette compression radiale qu'il faut certainement attribuer le fait que, contrairement aux indications de l'ordre phyllotaxique, contrairement aussi à ce qui existe dans la fleur mâle, *les carpelles IV de la fleur femelle sont beaucoup moins importants que les carpelles V* et que leur système libéro-ligneux, réduit aux « peignes vasculaires », ne rappelle même que de loin la nervation nettement dichotomique de ces derniers.

D. — Anatomie et histologie des cônes, des chatons et des fleurs.

I. — *Système libéro-ligneux.* 1. La couronne vasculaire des cônes et surtout celle des chatons ont la forme *rectangulaire.* C'est là, semble-t-il, un effet de la localisation longitudinale de l'accroissement intercalaire dans les plans médians des bractées, localisation à laquelle nous avons déjà attribué le grand écartement des deux moitiés de la nervation bractéale et celui des deux faisceaux d'insertion de chaque bractée.

2. Ce même rectangle vasculaire subit le long de ses faces et dans les régions intercalées aux faisceaux caulinaires des *plissements longitudinaux extérieurs* qui, se rabattant tangentiellement dans le parenchyme cortical, enferment les faisceaux caulinaires, soit au fond de *gouttières*, soit au fond de *tubes.*

Ces plissements, momentanément visibles dans les parties jeunes des cônes et des chatons, y deviennent rapidement invisibles en raison de la différenciation parenchymateuse ultérieure des régions intercalées aux faisceaux (voir p. 119).

C'est grâce à eux que les faisceaux intérieurs du rectangle caulinaire situés au fond des gouttières ou des tubes, sont d'habitude *arqués vers l'extérieur* et peuvent même avoir leurs bords complètement *retournés*, tandis que les extérieurs (pseudo-corticaux) prennent l'apparence de faisceaux corticaux et ont presque toujours une orientation *renversée.*

C'est également *parce qu'ils circulent sur ces plis* que les faisceaux d'insertion des bourgeons floraux se tordent d'habitude sur eux-mêmes en traversant le parenchyme cortical de l'axe

avant de venir s'insérer sur les faisceaux caulinaires (ceux en place sur le rectangle).

3. Ces plissements de la couronne vasculaire du *Welwitschia rappellent ceux que l'on connaît chez les Médullosées et les Cycadales*, mais avec une régularité et un fractionnement plus grands des tissus libéro-ligneux et surtout avec une localisation entièrement vers l'extérieur.

En raison de ces particularités, ils sont plus comparables à ceux que l'on observe, par exemple, chez les Polygonées et les Renonculacées. Dans ces familles, en effet, on retrouve un plissement de la couronne sur lequel les faisceaux sont également isolés, les intérieurs ayant encore leur bois arqué vers l'extérieur avec tendance à envelopper le liber, tandis que les faisceaux extérieurs prennent souvent une apparence corticale. L'orientation de ces derniers est, il est vrai, normale et non renversée, mais c'est là une différence qui résulte simplement d'une légère variation dans la forme des plissements externes de la couronne vasculaire et dans la position des faisceaux sur ces plissements (voir **56** et **58**).

Cette particularité de la disposition des faisceaux libéro-ligneux sur les plissements extérieurs de la couronne est du reste assez fréquente chez les Dicotylédones, et il semble bien que ce soit à quelque chose d'analogue qu'est également due la dispersion sans ordre apparent des faisceaux de tant de Monocotylédones.

La raison d'être de ces plissements réside vraisemblablement dans la nécessité d'étendre la surface de la couronne vasculaire à l'intérieur d'un espace réduit, c'est-à-dire qu'en cela ils sont dans une certaine mesure comparables aux circonvolutions de la surface du cerveau humain.

4. Le plissement longitudinal de la couronne vasculaire, si bien caractérisé dans les axes des cônes et des chatons, fait défaut dans l'axe grêle de la fleur mâle. Mais *il se retrouve dans celui moins étroit des fleurs femelles*. Malgré l'absence des faisceaux pseudo-corticaux, il y est très nettement indiqué par la forme arquée ou même en tube des faisceaux de la couronne.

5. Le système vasculaire des carpelles antérieur et postérieur de la fleur femelle est, comme eux, excessivement réduit

et n'offre plus que l'aspect de « peignes vasculaires » transversaux ou quelquefois de « balais ». Ces peignes ou balais semblent du reste n'avoir plus comme rôle que le *service de l'ovule* (nucelle) et être ainsi appelés à compenser l'absence de toute cupule vasculaire sous cet ovule.

6. Le *tissu de transfusion* est bien représenté dans les bractées mères femelles et plus encore dans les bractées mâles. Il y est toutefois relégué dans leur partie terminale.

On retrouve encore un tissu analogue dans l'axe du bourgeon femelle mais qui ne s'y développe que *très tardivement*, vers l'époque de la maturation du fruit.

Ce tissu, qui manque totalement contre les cordons vasculaires d'insertion du bourgeon, est cependant surtout développé dans la base de l'axe floral. Il y diminue progressivement vers le haut et, s'il pénètre un peu dans l'enveloppe ailée, c'est seulement dans sa base. Sa position est donc assez différente de celle des tissus de transfusion dans les bractées mères. Sa différenciation histologique est également un peu dissemblable, car, contre les pôles trachéens, il prend parfois l'aspect d'un protoxylème centripète à éléments étroits et allongés longitudinalement.

Ce tissu de l'axe du bourgeon femelle est-il homologue de celui des bractées mères ? Cela peut sembler douteux. Dans l'axe femelle peut-être représente-t-il plutôt un tissu diaphragmatique qui, s'ajoutant tardivement aux « peignes vasculaires », les aiderait à compenser l'absence de cupule vasculaire, postérieurement à l'extension de l'endosperme vers le bas.

II. — *Particularités anatomiques et histologiques*. 1. Les chatons et les cônes renferment un appareil sécréteur représenté par des *réseaux de larges canaux à épithélium*, qui rappellent beaucoup ceux des Cycadées, du *Ginkgo* et des Conifères.

Dans les bractées, les canaux accompagnent les faisceaux vasculaires. Le plus souvent ils sont corticaux, mais près de leur sommet ils s'intercalent dans le rang des faisceaux.

Dans l'axe des cônes et des chatons, ils sont toujours corticaux. Au niveau de la base des nœuds, ils sont plutôt localisés dans les angles diagonaux auprès des faisceaux rentrants. Dans la moitié supérieure des entre-nœuds ils se répartissent sur toute la périphérie du parenchyme cortical. Dans le bas des

mêmes entre-nœuds ils se localisent de nouveau, mais, cette fois, dans les plans médian et transversal. Finalement ils s'y éteignent, plus haut toutefois dans le premier que dans le deuxième.

Pour un même verticille les réseaux des deux bractées se fusionnent latéralement dans le plan transversal. D'un verticille au suivant ils peuvent au contraire être sans contact et, en tout cas, leurs contacts sont toujours réduits. Aussi semble-t-il que *chaque réseau correspondre à chaque bractée*, y compris sa décurrence dans l'axe support.

Toutefois avec cette interprétation il faudrait admettre qu'à l'intérieur du cône le réseau bractéal est coupé en deux transversalement par une interruption située au niveau de la base de la bractée. Par contre les deux moitiés inférieure et supérieure à cette interruption s'y montrent plus développées que dans le chaton.

2. Les bractées mères renferment des *fibres hypodermiques* qui rappellent celles des Cycadées et des Conifères et dont certaines passent insensiblement à la forme sclérite.

Ces fibres forment une couche continue contre l'épiderme antérieur. Les sclérites fibroïdes appartiennent plutôt à la face postérieure ou circulent dans le mésophylle ; elles y sont parfois transversales. Ces dernières sont recouvertes d'une couche cristalline d'oxalate de calcium. On en retrouve jusque dans le parenchyme cortical des cônes.

3. L'épiderme externe des bractées est fortement *cutinisé* et percé de stomates *enfoncés*. Sur la base des bractées femelles cet épiderme perd ses stomates et se transforme en *une assise protectrice fortement scléreuse, à cellules allongées radialement* dont les couches cuticulaires sont incrustées de poussière d'oxalate de calcium.

4. Après sa formation, *l'endosperme s'accroît vers le bas* en digérant les tissus sous-jacents à la façon, par exemple, du pied du sporogone dans la tige des Mousses.

Miss Sykes (**91**, p. 207) avait constaté cette grande extension de l'endosperme vers le bas, jusqu'au niveau d'insertion de l'enveloppe externe (ovaire), mais n'ayant pas remarqué qu'elle est tardive et la croyant primaire, elle l'avait donnée comme preuve que cette enveloppe représente un tégument.

E. — Affinités du Welwitschia.

Il serait excessif de vouloir se servir exclusivement de la connaissance du *Welwitschia* pour déterminer ses affinités et de refuser l'aide que peut y apporter l'étude des deux autres Gnétales, l'*Ephedra* et le *Gnetum*. Mais du moins il semble possible de fixer dès maintenant ce qui dans les caractères de cette plante singulière semble devoir servir à déterminer ces affinités, quitte à contrôler ensuite et à compléter ces premières données par celles que nous fourniront les deux autres genres.

I. *a. Le Welwitschia est une Angiosperme.* — Tout d'abord par la morphologie de son appareil floral et surtout par celle de sa fleur qui comprend plusieurs verticilles dont l'avant-dernier forme un androcée et le dernier un ovaire clos, terminé par un long style et un stigmate, le *Welwitschia se rattache nettement aux Angiospermes* (1).

Cette affinité est encore accusée par un certain nombre d'autres caractères du reste déjà invoqués par divers botanistes (voir l'historique). Nous nous contenterons d'y ajouter le plissement longitudinal de la couronne libéro-ligneuse et, dans les inflorescences, son fractionnement en des faisceaux isolés dont les intérieurs encore rangés en couronne ont la forme arquée à bois enveloppant le liber et dont les extérieurs prennent l'apparence de faisceaux corticaux.

b. Il offre de grandes ressemblances avec les Amentales. — Parmi les Angiospermes, c'est surtout des Apétales que la morphologie externe de ses fleurs et de ses inflorescences semble rapprocher le *Welwitschia*.

Parmi ces dernières, il offre surtout des ressemblances avec

(1) Nous avons, dès le 11 janvier 1911, annoncé cette conclusion et les bases sur lesquelles elle repose, dans une note préliminaire (**63**) intéressant toutes les Gnétales. Schuster (**84**, p. 41, en note) conteste absolument cette conclusion. Il continue à considérer les Gnétales « comme étant sans aucun doute de vraies Gymnospermes » parce qu'elles possèdent des « formations archégoniales ». Nous avouons ne pas comprendre la valeur de cette objection, d'abord parce que les archégones ne subsistent ni chez le *Welwitschia* ni chez le *Gnetum*, mais seulement chez l'*Ephedra*, ensuite parce que jamais jusqu'ici, croyons-nous, la présence ou l'absence d'archégones n'ont été considérées comme la caractéristique nécessaire séparant la Gymnospermie de l'Angiospermie ; cette caractéristique se trouve dans le mode d'organisation des carpelles.

les Polygonées par l'organisation de son système libéro-ligneux caulinaire, par celle de son ovaire et de son unique ovule ; peut-être aussi avec les Santalacées ou familles voisines, ainsi que le pensait HALLIER (1).

Mais par la composition accentuée de ses inflorescences avec cônes et chatons agglomérés en grand nombre, par ses fleurs et ses pièces florales très réduites, par son retour à l'unisexualité florale à partir d'un hermaphroditisme ancestral, par son mode de fécondation qui indique un essai d'adaption à des conditions nouvelles, par la faible complexité de sa symétrie florale décussée, par son ovaire pluricarpellé et uniloculaire, à placentation basilaire avec ovules réduits à une unité, qui se montre terminale de l'axe floral, c'est aux Amentales que cette plante est le plus comparable. Il est même particulièrement intéressant d'observer l'extrême ressemblance externe des cônes du *Welwitschia* avec ceux du *Myrica* et même partiellement celle de leurs fleurs, tout en constatant cependant que chez le *Welwitschia* l'ovaire et surtout l'ovule se montrent encore plus réduits que chez les Amentales puisque, dans l'ovaire devenu très étroit, les carpelles composants sont très difficiles à discerner les uns des autres et que le tégument ovulaire, encore bien conservé et même bien vascularisé chez les Amentales, a complètement disparu chez le *Welwitschia*.

Les tiges des Amentales ne semblent pas, il est vrai, posséder les plissements médulloséens, mais c'est probablement par disparition de ceux-ci, car ils peuvent se retrouver dans leurs pétioles (*Salix*, *Populus*, etc.).

Toutefois certains faits tirés surtout de la structure anatomique des organes végétatifs, comme aussi des organes floraux, en particulier du sac embryonnaire et des anthères, tirés aussi des phénomènes de la fécondation, peuvent faire craindre que cette extrême ressemblance ne dérive, au moins dans une certaine mesure, d'une *convergence de forme*. Il faut bien en effet

(1) A diverses reprises HALLIER a en effet signalé ces affinités et il nous les rappelait encore dans une de ses dernières lettres ; aussi avons-nous commencé quelques recherches dans cette direction. Mais bien qu'elles soient encore insuffisantes pour nous permettre de nous prononcer, nous devons avouer qu'elles ne nous paraissent pas devoir confirmer cette manière de voir.

l'avouer, l'anatomie profonde qui d'ordinaire, chez les groupes de même origine mais différemment adaptés, conserve plus longtemps que les autres caractères des particularités communes, cette anatomie est presque, ici, ce qui différencie le plus le *Welwitschia* des Amentales.

Une autre hypothèse se présente encore à l'esprit, c'est celle exposée d'abord par Jaccard et Lotsy et à laquelle se sont depuis ralliés d'autres auteurs : les Angiospermes ont dès le début formé plusieurs phyles et celui dont les Gnétales sont le terme ultime s'est développé parallèlement à celui beaucoup plus vigoureux qui a fourni les Angiospermes actuelles.

c. Il conserve des caractères gymnospermiques. — A côté de ces caractères, dont certains absolument impératifs, qui forcent à placer le *Welwitschia* parmi les Angiospermes et peut-être à le rapprocher des Apétales, au moins dans une certaine mesure, il en est d'autres qui le rattachent non moins nettement à la Gymnospermie, et, il faut bien le dire, ils sont nombreux. Aucune autre Angiosperme n'en possède à beaucoup près autant et d'aussi précis. C'est du reste de là que sont venues les hésitations des botanistes qui, tout en mettant les Gnétales sur les confins de la Gymnospermie, n'hésitaient en général pas à les ranger dans son territoire et d'ordinaire même au voisinage des Conifères.

Les caractères qui rapprochent ainsi le *Welwitschia* des Gymnospermes sont surtout anatomiques ou histologiques. Ce sont, par exemple, la nervation dichotomique, la structure du bois secondaire formé de trachéides, les vaisseaux semblant n'y être en somme que des trachéides élargies (1), le plissement longitudinal de la couronne libéro-ligneuse, l'existence de nodules glandulaires et leur structure, celle des fibres hypodermiques, la présence d'un tissu de transfusion et peut-être aussi celle d'un bois centripète, la poussière d'oxalate de calcium dans les membranes cellulaires, le développement précoce de

(1) A ce sujet, sans nier la ressemblance évidente des vaisseaux ligneux du *Welwistchia* avec les trachéides, il ne nous semble pas inutile de rappeler ici l'opinion du grand anatomiste que fut H. von Mohl (**68**, p. 76). Pour lui, contrairement à l'opinion courante, les vaisseaux ligneux de l'*Ephedra* ne diffèrent qu'à peine de ceux des Dicotylédones et ils occupent dans la couche ligneuse une position analogue.

l'endosperme, la gélification du sommet du nucelle pour la formation d'une goutelette collectrice du pollen, la formation d'un proembryon, la disposition des anthères et l'origine épidermique de l'assise mécanique des sacs polliniques, la structure des grains de pollen, etc.

Toutefois beaucoup de ces caractères n'ont pas conservé intégralement leur spécialisation gymnospermique et offrent, au contraire, quelques modifications qui semblent indiquer une tendance vers l'Angiospermie. Aussi est-ce plutôt l'accumulation de ces caractères que leur qualité qui a poussé les uns à rattacher le *Welwistchia* et les Gnétales aux Gymnospermes, tandis que les autres, considérant davantage la qualité, signalaient de préférence leurs tendances angiospermiques.

d. C'est un type de transition. — Enfin par certaines particularités importantes qui lui sont absolument spéciales, comme, par exemple, l'existence du « trophophyte » de Pearson et les singuliers boyaux femelles allant au-devant des boyaux polliniques, le *Welwitschia* se montre non moins indépendant des deux grands groupements précédents (Angiospermes et Gymnospermes), du moins tels que les faits actuellement connus nous permettent de les établir.

En réalité, quoique déjà incontestablement angiospermique, le *Welwitschia* n'est encore par beaucoup de points qu'un type de transition. La morphologie de ses appareils végétatifs et surtout celle de ses appareils floraux ont déjà nettement évolué vers l'Angiospermie. La haute spécialisation de son ovaire en est la preuve, tandis que son anatomie plus lente à se transformer conserve encore beaucoup des caractères gymnospermiques ancestraux, comme du reste ont dû le faire toutes les premières Angiospermes.

Les particularités fonctionnelles du prothalle et de la fécondation sont de la nature de celles que Treub a signalées chez le *Casuarina* et dénommées « chalazogamie » et que d'autres, à la suite de Nawaschin (1892), ont retrouvées chez beaucoup d'Apétales. Elles correspondent à une période de tâtonnements dans l'adaption de la fécondation aux nouvelles conditions biologiques créées par l'enclosement des ovules à l'intérieur des carpelles.

e. α. Ancestralité du Welwitschia. — Parmi les Gymno-

spermes quelles sont celles auxquelles le *Welwitschia* ressemble le plus, celles auxquelles il paraît devoir être rattaché ? En un mot, parmi ces Gymnospermes, quelles sont celles qui se trouvent dans son ancestralité la plus directe ?

Nous avons montré que c'est généralement aux Conifères que l'on a tendu à rapporter les Gnétales et par suite le *Welwitschia*. Il est certain que, si l'on fait abstraction des caractères angiospermiques de leur fleur et surtout si l'on fait appel à certains caractères prothalliens de l'*Ephedra* ou au développement proembryonnaire des Gnétales et du *Welwitschia* lui-même, on peut se trouver porté vers ce rapprochement, bien qu'en réalité ces deux sortes de caractères ne se retrouvent pas que chez les Conifères. Cependant le *Welwitschia*, qui, parmi les Gnétales, a peut-être le mieux conservé la plupart des caractères ancestraux, se prête assez mal en général à un tel rapprochement. Il paraît, en réalité, n'avoir avec les Conifères que des rapports de cousinage et dérive probablement de beaucoup plus loin. Ne lui a-t-on pas également retrouvé des caractères communs, soit avec les Cycadales, soit même avec les Cordaïtales ? Ne l'a-t-on pas comparé aussi aux Bennettitales et même aux Ptéridospermées ?

C. Eg. Bertrand, après B. Renault et en se basant sur divers caractères anatomiques et morphologiques, a, à diverses reprises, rattaché les Gnétales aux Cordaïtales. D'autre part, dans un mémoire récent (**11**, p. 68), il admet qu'à l'intérieur du bourgeon femelle des Cordaïtées il existe des fleurs femelles, lesquelles sont réduites à leur appareil femelle et sont probablement axillaires. C'est là, on ne peut que le reconnaître, une interprétation qui à première vue rappelle singulièrement notre description du cône du *Welwitschia*. Toutefois, dans ces conclusions, Bertrand lui-même ajoute : « L'appareil femelle, est un ovule nu, orthotrope, unitégumenté comme celui des Gymnospermes ». Or cette conclusion, qui rapproche les Cordaïtées des Conifères, ne s'accorde plus du tout avec l'organisation réelle de la fleur du *Welwitschia*. Du reste bien d'autres différences s'opposent, croyons-nous, à un tel rapprochement et, malgré le redressement des sores chez les Cordaïtées, redressement qui rappelle la position des synanges du *Welwit-*

schia, malgré, de part et d'autre, la réduction des organes floraux et leur agglomération en des inflorescences complexes, malgré aussi certaines particularités anatomiques communes, particularités qui du reste se retrouvent dans plusieurs groupes gymnospermes proches parents, nous ne croyons pas que les Cordaïtales soient réellement parmi les ancêtres directs du *Welwitschia*, c'est-à-dire des Gnétales.

La comparaison des Gnétales avec le *Gnetopsis* date de la création de ce genre par B. Renault (**76**, **80**), mais elle a été, depuis, reprise bien des fois. Elle est en effet séduisante. Le *Gnetopsis* avec son pseudo-ovaire bicarpellé béant portant des ovules dressés sur sa base et dont certains, les moins basilaires, sont déjà en voie de régression, avec la nervation parallèle de ses carpelles, avec ses ovules à tégument bilobé et les deux faisceaux de chacun des lobes tégumentaires, offre, certes, une assez grande ressemblance avec le sommet d'un strobile bisé-miné d'*Ephedra*. Cependant les dissemblances ne manquent pas ; aussi croyons-nous que les *Gnetopsis* sont plus voisins des Cordaïtales ou plutôt des Ptéridospermées que des Gnétales.

Les affinités du *Welwitschia*, c'est-à-dire des Gnétales, avec les Bennettitales ont été pour la première fois indiquées par Wieland (**101**), puis reprises par divers autres botanistes, en particulier par Berridge (**9**) et par Sykes (Thoday) (**94**). Dans deux notes récentes Wieland (**103**, **104**) y revient en comparant le réceptacle du *Cycadeoidea turrita* entouré d'un verticille de bractées à une graine ou cupule de *Gnetum Gnemon* (**103**, p. 458) (1). Peut-être y a-t-il quelque chose de vrai dans cette hypothèse, à condition de ne pas l'exagérer ; mais encore reste-t-elle à démontrer. En tous cas nous ne croyons pas à la valeur des arguments présentés par Berridge et Thoday, arguments dont, du reste, l'un de nous a déjà refuté une partie (**61**). Une des erreurs fondamentales faites, à notre avis, par Berridge réside dans la comparaison du fruit des *Gnetum*, c'est-à-dire des Gnétales, avec la graine des Bennettitales. Si en effet, à la rigueur, le bec nucellaire du *Welwitschia* peut être comparé à celui des

(1) Nous avouons ne pas comprendre cette comparaison, ne sachant pas du tout dans quelles conditions on peut trouver à la graine du *Gnetum Gnemon* l'aspect représenté en B, fig. 14. Jamais nous n'avons vu rien de semblable.

Bennettites, leurs enveloppes ne peuvent être considérées comme homologues. Celles du *Welwitschia* représentent deux verticilles décussés concrescents en un ovaire, tandis que l'enveloppe du *Bennettites* est un vrai tégument qui correspond probablement à la cupule foliaire du *Lagenostoma Lomaxi*.

En réalité il semble plus probable qu'avec les autres Gnétales et toute l'Angiospermie, le *Welwitschia* dérive de cette famille souche, les Proangiospermes, dont Saporta et Marion (**81**) ont émis l'hypothèse et qui se trouvait plus ou moins apparentée avec tous les groupements précédents, comme, par suite, avec les Ptéridospermées.

β. *Caractéristiques probables des Proangiospermes.* — Bien que nous ne connaissions actuellement aucun représentant, ni vivant, ni fossile, des Proangiospermes, il nous est cependant possible, par la comparaison des caractéristiques des Gnétales, en particulier de celles du *Welwitschia* avec ses groupements apparentés gymnospermiques et angiospermiques, d'arriver à reconstituer les principaux éléments suivants de son organisation :

Bois centrifuge formé de trachéides d'abord scalariformes (après les trachées), puis aréolées en spirale et dépourvu de vaisseaux; probablement encore du protoxylème centripète, mais peut-être seulement dans les feuilles ; tissu de transfusion; plissements médulloséens de la couronne ligneuse avec tendance à l'isolement des faisceaux ; canaux sécréteurs du type de ceux des Cycadales, des Bennettitales et des Ginkgoales; fibres hypodermiques; nervation dichotome.

Rameaux reproducteurs simples, gros, à phyllotaxie spiralée, terminés chacun par une grosse fleur à phyllotaxie également spiralée dans toutes ses parties et couverts sur leur base d'appendices réduits à l'état de bractées. Fleur comprenant peut-être déjà un périanthe par spécialisation des bractées supérieures, un androcée sous-terminal et un gynécée terminal.

Dans l'androcée, microsporophylles filicinéens isolés sur la spire génératrice, plus ou moins ramifiés, avec sporanges (ou peut-être, plutôt, synanges) abaxiaux ou latéraux et plus ou moins dressés; assise mécanique des sporanges épidermique, peut-être déjà partiellement réticulée; grains de pollen encore pluricellulaires, proba-

blement même avec anthérozoïdes, en tous cas germant dans la chambre pollinique.

Dans le gynécée, macrosporophylles très réduits, isolés sur la spire génératrice, déjà en cornet mais non encore fermés vers le haut (Hémiangiospermes), pluriovulés, les ovules y étant groupés sur la base du cornet, soit marginalement, soit à son intérieur; ovules tégumentés pourvus d'une chambre pollinique productrice d'une gouttelette collectrice micropylaire et d'un prothalle cycadéen; fécondation prédisséminatrice; proembryon; graines exalbuminées avec embryon dicotylédoné.

CONCLUSIONS

1. Chez le *Welwitschia* les inflorescences des deux sexes (chatons et cônes) sont d'*organisation identique*. Elles comprennent *un axe portant des bractées mères décussées.*

2. Dans l'aisselle de chacune des bractées mères se trouve *une fleur organisée sur le type de celle des Angiospermes* et qui renferme *cinq verticilles d'appendices décussés.* Les deux derniers verticilles forment *un ovaire tétracarpellé clos et prolongé en un long style* ; le sous-jacent *un androcée bistaminé.*

3. Ces fleurs, actuellement unisexuées, *dérivent d'une fleur primitivement hermaphrodite* par avortement de l'un ou de l'autre sexe.

4. D'autre part, le *welwitschia* a conservé surtout dans son anatomie et son histologie de nombreux caractères gymnospermiques qui ne se retrouvent généralement plus chez les Angiospermes actuelles et n'ont dû subsister que chez les Angiospermes primitives actuellement disparues. C'est même leur présence qui, jusqu'ici, l'a fait d'habitude ranger, avec les autres Gnétales, parmi les Gymnospermes.

Mais, malgré ces caractères, du reste en général déjà un peu modifiés, rien ne vaut pour la connaissance de sa position phylogénique contre le fait d'avoir acquis *le caractère floral essentiel de l'Euangiospermie*, c'est-à-dire *un ovaire clos* surmontant un androcée.

Le *Welwitschia est donc une Angiosperme*, mais une Angiosperme qui se distingue de toutes les autres, dans la nature

actuelle, par la conservation plus ou moins complète d'un grand nombre de caractères ancestraux gymnospermiques.

5. Dans un phyle en évolution ce sont en général les caractères anatomiques et histologiques profonds qui se modifient le moins rapidement. Aussi, lors de la différenciation des premières Angiospermes, cette sorte de caractères a-t-elle dû y conserver pendant plus ou moins longtemps son facies ancestral gymnospermique.

Comme c'est justement ce que nous avons constaté chez le *Welwitschia*, nous devons en conclure qu'*il se rattache aux premières Angiospermes* actuellement disparues. Et cette conclusion est encore appuyée par le fait qu'il possède certains caractères de transition.

6. Toutefois la grande réduction de ses fleurs et leur agglomération en inflorescences, elle-mêmes réduites, grêles et complexes, ne permettent pas d'admettre qu'il appartienne à la ligne de descendance directe des Angiospermes, telle qu'elle est en général admise aujourd'hui. *Il appartient à un phyle latéral très spécialisé.*

7. Le mode de spécialisation de ce phyle latéral offre de grandes ressemblances avec celui des Amentales, de telle sorte qu'on doit se demander si ce mode indique que le *Welwitschia* et les Amentales *appartiennent tous deux à ce phyle latéral* comme nous sommes assez disposés à l'admettre, ou bien s'il n'est que *le fait d'une convergence de forme.*

En tous cas, dans la première hypothèse, les nombreux caractères gymnospermiques présents chez le *Welwitschia* et manquant chez les Amentales sembleraient indiquer que le *premier appartient à la base du phyle*, tandis que *les dernières sont situées à son sommet.*

8. La comparaison du *Welwitschia*, d'une part, avec les divers groupes gymnospermiques et, d'autre part, avec les autres Angiospermes permet de reconstituer *grosso modo* l'ensemble des caractères *proangiospermiques*, c'est-à-dire de ceux du groupe d'où est sortie l'Angiospermie (voir ces caractères p. 177).

LISTE DES OUVRAGES CITÉS

1. Agardh (J. G.). — *Theoria systematis plantarum*, Lundæ, 1858.
2. Arber (N.) et Parkin (J.). — *On the origin of Angiosperms*, Journ. Linn. Soc., Vol. XXXVIII, 1907.
3. Id. — *Studies on the Evolution of the Angiosperms. The Relationship of the Angiosperms to the Gnetales*, Ann. of Bot., t. XXII, 1908.
4. Baillon. — *Genera Plantarum*, t. XII, Paris, 1894.
5. Baum. — Welwitschia mirabilis *Hook. f.*, Gartenwelt, IX, 1905.
6. Beccari (O.). — *Della organogenia dei fioeri-feminei del* Gnetum Gnemon *L.*, Nuov. Giorn. bot. ital., t. IX, p. 91, 1877.
7. Benson (M.) and Welsford (E. J.). — *The Morphology of the Ovule and female Flower of* Juglans regia *and of a few allied Genera*, Ann. of Bot., t. XXIII, 1909.
8. Bentham. — *Descriptio of two american species of* Gnetum, Hooker's Journ. of Bot., t. VIII, 1856.
9. Berridge (Em.). — *On some points of ressemblance between Gnetalean and Bennettitalean Seeds*, New Phytol., vol. X, 1911.
10. Bertrand (C. Eg.). — *Étude sur les téguments séminaux des végétaux Phanérogames gymnospermes*, Ann. Sc. nat., Bot., 5e sér., t. X, 1878.
11. Id. — *Le bourgeon femelle des Cordaïtées d'après les préparations de* Bernard Renault, Bull. Soc. Sc. Nancy, sér. 3, t. XII, 1911.
12. Blume (C. L.). — *De novis quibusdam plantarum familiis expositio et olim jam expositarum enumeratio*, trad. in Ann. Sc. nat., 2e sér., t. II, 1834.
13. Boodle (L. A.) and Worsdell (W. C.) — *On the comparative Anatomy of the Casuarineæ with special reference to Gnetaceæ and Cupuliferæ*, Ann. of. Bot., vol. VIII, 1894.
14. Bower (F. O.). — *On germination and Histology of the Seedling of* Welwitschia mirabilis, Quat. Journ. Mic. Sc., vol. XXI, 1881.
15. Id. — *On the further Development of* Welwitschia mirabilis, Quat. Journ. Mic. Sc., vol. XXI, 1881.
16. Id. — *The Germination and Embryogeny of* Gnetum Gnemon, Quat. Journ. Mic. Sc., vol. XXII, 1882.
17. Brown (Rob.). — *De floris feminei struct. ap. Cycad. et Coniferas*, Phil. King. Itin. austr., t. II, 1827.
18. Candolle (Alph. de) — *Prodromus*, vol. XVI, pt. 2, 1868.
18 *bis*. Celakowsky. — *Ueber den phylogenetischen Entwikelungsgang der Blüthe*, Kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch., Prag, 1900.
19. Chodat. — *Principes de Botanique*, 1re édit., Genève, 1907 et 2e édit., 1911.
20. Coulter (J. M.). — *The Embryo-sac and Embryo of* Gnetum, Bot. Gaz., vol. XLVI, 1908.
21. Id. — *Evolutionary Tendencies among Gymnosperms*, Bot. Gaz., t. XLVIII, 1909.
22. Id. — *The History of Gymnosperms*, Popul. Sc. of Monthly, 1912.
23. Coulter (J. M.) and Chamberlain (C. J.). — *Morphology of Spermatophytes*, 2 vol., New-York and London, 1903.
24. Id. — *Morphology of Gymnosperms*, Univ. of Chicago Press, 1910.
25. Eichler (A. G.). — *Ueber* Welwitschia mirabilis, Flora, 1863, p. 509.

26. Eichler (A. G.). — *Excursus morphologicus de formatione florum*, Ann. Sc. nat., Bot., 4e sér., t. XIX, 1863.
27. Id. — *Blüthendiagramme*, Leipzig, 1875.
28. Id. — *Gnetaceæ*, Pflanzenfamilien, 2T., 1Abt., p. 116, 1889.
29. Endligher. — *Synopsis Coniferarum*, Sangalli, 1847.
30. Göbel. — *Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie*, p. 383, 1882.
31. Griffith (W.) [et Henfrey (A.)]. — *Remarks on* Gnetum, Trans. Linn. Soc. London, t. XXII, 1859.
32. Hallier (H.). — *Ueber die Verwandschaftverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Synpetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt*, Abh. naturw. Ver. Hamburg, XVI, 2, 1901.
33. Id. — *Beitr. z. Morphogenie des Sporophyll und des Trophophyll in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten*, Jahrb. Hamb. Wissensch. Amt., XIX, 1903.
34. Id. — *Verlaüfiger Entwurf. d. natürlichen (phylogenetischen) System der Blütenpflanzen*, Bull. Herb. Boissier, sér. 3, III, 1903.
35 Id. — *Ueber den Umfang, die Gliederung und die Verwandschaft der Familie der Hamamelidaceen*, Beih. z. Bot. Centralb., Bd. XIV, 1903.
36. Id. — *Provisional Scheme of the natural (phylogenetic) System of Flowering Plants*, New Phytol., Vol. IV, 1905.
37. Id. — *Ein sweiter Entwurf. des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen, Vorlaüfige Mitteilung*, Ber. d. deutsch. bot, Geselsch., XXIII, 1905.
38. Id. — *Neue Schlaglichter auf das natürliche System der Dycotyledonen, Phylogenetische Betrachtungen*, Gera. Untermhaus W. Koehler., 1906.
39. Id. — *Zur Frage nach dem Ursprung der Angiospermen : Verlaüfige Mitteilung*, Bericht. Deutsch. Bot. Gesellsch., vol. XXV, 1907.
40. Id. — *Ueber Juliana,... neue Beiträge zur Stamnesgeschichte der Dicotyledonen*, Beih. z. Bot. Centralb., II Abt., XXIII, 1908.
41. Id. — Lettre manuscrite adressée à M. Lignier (15 janv. 1911).
42. Id. — Lettre manuscrite adressée à M. Lignier (fév. 1911).
43. Hooker (J.-D). — *On* Welwitschia, *a new genus of Gnetaceæ*, Trans. Linn. Soc. London, vol. XXIV, 1864, p. 29.
44. Jaccard. — *Recherches embryologiques sur l'*Ephedra helvetica *C. A. Meyer*, Inaug.-Dissert., Lausanne, 1894.
45. Jussieu (Ant. L. de). — *Genera plantarum*, Paris, 1789.
46. Karsten (G.). — *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte einiger* Gnetum *Arten*, Bot. Zeit., 1892.
47. Id. — *Zur Entwickelungsgeschichte des Gattung* Gnetum, Cohn's Beitr. Biol. Pflanzen, Bd. VI (p. 337-382), 1893.
48. Id. — *Untersuchungen über die Gattung* Gnetum, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, vol. II, 1893.
49. Id. — *Ueber die Entwickelung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen*, Flora, Bd. 90, 1902.
50. Kershaw (E. M.). — *The Structure and Development of the ovule of* Myrica Gale, Ann. Bot., t. XXIII, 1909, p. 353.
51. Id. — *Further Observations on the structure of the ovules of Myriceæ and allied Groups*, Ann. Bot., t. XIII, 1909, p. 692.
52. Land (W. J. G.). — *Spermatogenesis and Oogenesis in* Ephedra trifurca, Bot. Gaz., t. XXXVIII, 1904.
53. Id. — *Fertilization and Embryogeny in* Ephedra trifurca, Bot. Gaz., t. XLIV, p. 273, 1907.
54. Lemaout et Decaisne. — *Traité général de Botanique*, Paris, 1868.

55. Lignier (O.). — *De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur la distribution, le parcours et les contacts de ses faisceaux libéro-ligneux*, Bull. Soc. Linn. de Normandie, Caen, 1888-89.
56. Id. — *De la forme du système libéro-ligneux foliaire chez les Phanérogames*, Bull. Soc. Linn. de Normandie, Caen, 1889.
57. Id. — *La fleur des Gnétacées est-elle intermédiaire entre celle des Gymnospermes et celle des Angiospermes?* Bull. Soc. Linn. de Normandie, 5e sér., t. VII, Caen, 1903.
58. Id. — *Documents anatomiques sur la fleur des Renonculacées*. Bull. Soc. bot. France, t. LIII, Mém., 1906.
59. Id. — *Essai sur l'Évolution morphologique du Règne végétal*, Assoc. Franç., Congr. de Clermont-Ferrand, août 1908.
60. Id. — *Id.* (réimpression), Bull. Soc. Linn. de Normandie, Caen, 1911.
61. Id. — *Le* Bennettites Morieri (*Sap. et Mar.*) *se reproduisait probablement par parthénogénèse*, Bull. Soc. bot. France, t. LVIII, 1911.
62. Id. — *Analyse critique du mémoire de* Schuster, Weltrichia *und die Bennettitales*, Bull. Soc. Linn. de Normandie, Caen, 1912.
63. Lignier (O.) et Tison (A.). — *Les Gnétales sont des Angiospermes apétales*, C. R. Acad. Sc., Paris, janv. 1911.
64. Lindley. — *Vegetable Kingdom*, p. 232, London, 1853.
65. Lotsy. — *Contributions to the Lifehistory of Genus* Gnetum. *I. The grosser morphology of production of* Gnetum Gnemon, Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg, t. XVI, p. 46, 1899.
66. Mac Nab (W. R.). — *On the development of the flower of* Welwitschia mirabilis, Trans. Soc. Linn. London, vol. XXXVIII, p. 507, 1872.
67. Meyer (C. A.). — *Versuch einer Monogr. d. Gatt.* Ephedra, Mém. Acad. Sc. de St-Pétersbourg, 1846.
68. Mohl (H.). — *De la structure des gros tubes ponctués des* Ephedra, Ann. Sc. Nat., 1re sér., t. XXVI, p. 76, 1832.
69. Nathorst A. G.. — *Ueber* Villiamsonia, Wielandiella, Cycadocephalus *und* Weltrichia, Vet.-Akad. Handl., Bd. 45, n° 4, Stockholm, 1909.
70. Id. — *Zur Kenntniss der* Cycadocephalus *Blüte*, Vet.-Akad. Handl., Bd. XLVIII, n° 2, Stockholm, 1911.
71. Nicotra (L.). — *Origine polifiletica ed archidiclinismo delle fanerogame*, Nuov. Giorn. bot. ital., t. XII, p. 468, 1905.
72. Parlatore. — *Prodomus* de de Candolle, vol. XVI, p. 2, p. 347, 1868.
73. Pearson (H. H. W.). — *Some observations on* Welwitschia mirabilis *Hook. f.*, Phil. Trans. R. Soc. London, sér. B, t. CXCII, 1906.
74. Id. — *Further observations on* Welwitschia, Phil. Trans. R. Soc. London, sér. B, t. CC, p. 343, 1908.
75. Porsch. — Ephedra campylopoda *C. A. Mey.*, *eine entomophile Gymnosperme*, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., t. XXVIII, 1910.
76. Renault (B.). — *Sur les Gnétacées du terrain houiller de Rive-de-Gier*, C. R. Acad. d. Sc., t. XCVI, 1883.
77. Id. — *Cours de Botanique fossile*, 4e année, Masson, Paris, 1885.
78. Id. — *Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, fasc. IV, Fl. foss., 2e P., Paris, 1896.
79. Id. — *Notice sur les Calamariées*, 3e fasc., Bull. Soc. Hist. nat. Autun, 1898.
80. Renault et Zeiller. — *Sur un nouveau genre de graines du terrain houiller supérieur*, C. R. Acad. d. Sc., t. XCIX, 1884.
80 *bis*. Richard (A.). — *Commentatio botanica de Cycad. et Conif.*, Stuttgart, 1826.
81. Saporta et Marion. — *L'évolution du Règne végétal. Phanérogames*, t. I, p. 165-189, Alcan, Paris.

82. Sargant (Eth.). — *The Reconstruction of a race of primitive Angiosperms*, Ann. Bot., t. XXII, 1908.
83. Scott (D. H.). — *Studies in fossil Botany*, 2e édit., London, Black, 1909.
84. Schuster (J.). — Weltrichia *und die Bennettitales*, Sw. Vet.-Akad. Handl., Bd. XLVI, n° 11, Stockholm, 1911.
85. Senn (G.). — *Die Grundlagen des Hallierschen Angiospermensystems*, Beih. Bot. Centralb., Bd. 17, 1904.
86. Solms-Laubach (Gr. zu). — *Einleitung in die Palæophytologie*, Leipzig, 1887.
87. Stapf (Otto). — *Die Arten der Gattung* Ephedra, Deutsch. K. Akad. Wissench. in Wien, Bd. 56, 1889.
88. Strasburger (E.). — *Die Coniferen und die Gnetaceen*, léna, 1872.
89. Id. — *Die Angiospermen und die Gymnospermen*, léna, 1879.
90. Id. — *Die Samenanlage von* Drimys Winteri *und die Endospermentwickelung bei Angiospermen*, Flora, t. XCV, p. 215-231, 1905.
91. Sykes (M. G). — *The Anatomy and Morphology of the leaves and inflorescences of* Welwitschia mirabilis, Phil. Trans. R. Sc. London, sér. B, vol. CCI, p. 179-226, 1910.
92. Id. — *The Anatomy of* Welwitschia mirabilis *Hook. f. in the seedling and adult States*, Trans. Linn. Soc. London, 2e sér., Bot., t. VII, p. 327-354, 1910.
93. Thibout (E.). — *Recherches sur l'appareil mâle des Gymnospermes*, Lille, 1896.
94. Thoday (Sykes) (M. G.). — *The female inflorescence and ovules of* Gnetum africanum *with notes on* Gnetum scandens, Ann. of Bot., t. XXV, London, 1911.
95. Tieghem (Ph. van). — *Anatomie de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées*, Ann. Sc. nat., Bot., 5e sér., t. X, 1869.
96. Id. — *Anatomie de la fleur femelle et du fruit du Noyer*, Bull. Soc. bot. France, t. XVI, p. 412, 1869.
97. Id. — *Traité de Botanique*, 1e et 2e édit., Paris, 1884 et 1891.
98. Tison (Ad.). — *La nervation dichotomique chez les Conifères*, C. R. Acad. d. Sc., 15 janv. 1912.
99. Tulasne (L. R.). — *Gnetaceæ Americæ australis*, Ann. Sc. nat., 4e sér., t. X, p. 110, 1858.
100. Wettstein (R. von). — *Handbuch der systematischen Botanik*, Bd. II, 1 Th., Leipzig, 1903.
101. Wieland (G. R.). — *On the microsporangiate Fructification of* Cycadeoidea, Amer. Journ. of Sc., vol. XI, juin 1901.
102. Id. — *American fossil Cycads*, Washington, 1906.
103. Id. — *On the* Williamsonia *Tribe*, Amer. Journ. Sc., vol. XXXII, déc. 1911.
104. Id. — *On the smaller Flower-Buds of* Cycadeoidea, Amer. Journ. of Sc., vol. XXXIII, janv. 1912.
105. Worsdell. — *The vascular structure of the flowers of the* Gnetaceæ, Ann. of Bot., t. XV, p. 766, 1901.
106. Id. — *The Morphology of sporangial Integuments*, Ann. of Bot., t. XVI, p. 596, 1902.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 55
Historique 58
Résumé 91
1e Partie. — Welwitschiées. *Welwitschia mirabilis* 97

I. — *Chatons et fleurs mâles* 98
A. — Description rapide 98
B. — Structure des bractées mères 100
1. Système libéro-ligneux 100
2. Particularités anatomiques et histologiques 101
C. — Structure de l'axe et insertion des bractées 103
1. Système libéro-ligneux 103
2. Particularités anatomiques et histologiques 104
D. — Structure de la fleur 105
1. Parcours de tissus libéro-ligneux 105
a. Première fleur 105
α. Insertion 106
β. Parcours vasculaire 108
γ. Nucelle 112
b. Autres fleurs 113
α. Parcours 113
β. Insertion 114
2. Particularités anatomiques et histologiques 117
E. — Détails complémentaires et discussion 117
1. Nervation des bractées 117
2. Sur l'insertion du bourgeon mâle 117
3. Filets ligneux des étamines 119
4. Synanges 122
5. Stigmate 122
Résumé 123

II. — *Cônes et fleurs femelles* 127
A. — Description rapide 127
B. — Structure des bractées 130
1. Tissu libéro-ligneux 130
2. Particularités anatomiques et histologiques 133
C. — Structure de l'axe du cône 134
1. Système libéro-ligneux 134
2. Particularités anatomiques et histologiques 134
D. — Structure de la fleur 135
1. Système libéro-ligneux 135
a. Insertion vasculaire de la fleur 136

b. Parcours des faisceaux dans la fleur 138
Première fleur 139
Deuxième fleur 142
Autres fleurs 144
2. Particularités anatomiques 146
α. Tissu de transfusion 146
β. Fibres hypodermiques 149
γ. Limbe ovarien 149
δ. Bandes de soutien de l'enveloppe ailée 149
E. — Discussion 150
1re Interprétation 152
2e Interprétation 153
3e Interprétation 154
Résumé 155
III. — *Résumé général et Discussion* 158
A. — Valeur morphologique des chatons et des cônes 158
B. — Nervation dichotomique des bractées mères 159
C. — Morphologie du bourgeon floral 161
I. Le bourgeon est une vraie fleur 161
II. Les fleurs mâles et femelles dérivent d'une fleur hermaphrodite 162
III. *a*. Androcée 163
b. Gynécée 164
c. Compression radiale des fleurs 166
D. — Anatomie et histologie des cônes, des chatons et des fleurs 167
I. Système libéro-ligneux 167
II. Particularités anatomiques et histologiques 169
E. — Affinités du *Welwitschia* 171
a. Le *Welwitschia* est une Angiosperme 171
b. Il offre de grandes ressemblances avec les Amentales 171
c. Il conserve des caractères gymnospermiques 173
d. C'est un type de transition 174
e. α. Ancestralité du *Welwitschia* 174
β. Caractéristiques probables des Proangiospermes 177
Conclusions 178
Liste des ouvrages cités 180

LA PÉLORIE

ET LES ANOMALIES CONNEXES

D'ORIGINE GAMOGEMMIQUE

Par Paul VUILLEMIN

La pélorie est la substitution, dans une fleur, de la symétrie rayonnée ou actinomorphe à la symétrie bilatérale ou zygomorphe. Il importe aux morphologistes d'en déterminer les causes, car leur connaissance est propre à éclairer les lois qui président à la diversité des types d'organisation et de symétrie réalisés, non seulement dans la fleur, mais encore dans l'appareil végétatif des plantes vasculaires et peut-être dans d'autres corps organisés.

Les diverses hypothèses émises au sujet de l'origine de la pélorie étant insuffisantes, nous avons, depuis dix-neuf ans, réuni méthodiquement les observations susceptibles d'aider à la solution de ce problème. Les résultats de ces recherches font l'objet du présent Mémoire.

Dans la *première partie* nous présenterons des considérations générales sur la pélorie. — I. L'historique sera bref. Il n'entre pas dans notre plan d'énumérer les innombrables observations de fleurs péloriées éparses dans la littérature. La nature et l'origine de cette anomalie ont rarement préoccupé les auteurs. Nous mentionnerons seulement : 1° la conception statique d'A. P. de Candolle sur les rapports des fleurs actinomorphes aux fleurs zygomorphes ; 2° les théories dynamiques attribuant la pélorie soit aux agents extérieurs actuels, soit à l'hérédité et à l'atavisme. — II. Nous indiquerons la méthode qui nous

a conduit à considérer la gamogemmie comme l'origine de la pélorie. — III. Nous envisagerons la gamogemmie et ses divers degrés de réalisation : 1° dans la pousse végétative ; 2° dans la pousse florale à l'état normal ; 3° dans la fleur monstrueuse.

La *seconde partie* sera consacrée au genre *Linaria* et divisée en trois chapitres concernant respectivement : *Linaria vulgaris*, *Linaria striata* × *genistifolia*, *Linaria spuria*. — I. La pélorie du *Linaria vulgaris* a été relevée dans trois conditions différentes : 1° Elle intéresse toutes les fleurs d'un pied, simulant une mutation ou une espèce tranchée (*Peloria* de Linné) ; 2° Elle apparaît isolément sur une fleur, mais les pieds du voisinage offrent d'autres anomalies, telles que le métaschéma ; 3° La pélorie, le métaschéma, les fleurs munies d'une étamine postérieure fertile sont mélangés à des états moins équilibrés sur une même plante et ses descendants. Ce mélange indique l'origine commune de ces diverses anomalies. — II. L'étude du *Linaria striata* × *genistifolia* a porté sur un seul pied où la pélorie est manifestement liée à la gamogemmie. — III. Chez le *Linaria spuria*, la production de la pélorie et des anomalies connexes semblant influencée par la culture, nous avons recherché leur fréquence : 1° à la suite de la moisson ; 2° avant la moisson. Nous nous occupons ensuite : 3° des pélories métaschématiques ; 4° de l'hémipélorie.

Dans la *troisième partie*, nous étudierons : I. L'origine gamogemmique des anomalies des *Linaria* en recherchant les indices de la concrescence des bourgeons floraux : 1° dans les fleurs métaschématiques, 2° dans les pélories, 3° dans les fleurs munies d'une étamine postérieure fertile, 4° dans les fleurs unilabiées, 5° dans les fleurs méiomères. — Des chapitres plus courts auront pour objet : II. L'indépendance entre le développement des éperons et la position morphologique des pétales, et III. Des remarques sur le pistil dans les pélories et les anomalies connexes.

Il nous restera à dégager les conclusions qui ressortent de cet exposé.

PREMIÈRE PARTIE

On nomme pélories les fleurs régulières qui apparaissent exceptionnellement chez une espèce d'ordinaire zygomorphe. C'est assez récemment que les botanistes se sont préoccupés de déterminer les causes de la pélorie qui fut longtemps reléguée parmi les phénomènes inexplicables, la monstruosité étant considérée, conformément à la définition d'A. P. de Candolle (1), comme un « dérangement dans l'économie végétale qui altère sensiblement la forme des organes, qui semble originel et qui n'est presque jamais dû à une cause accidentelle visible ». C'est donc en vain qu'on chercherait le nom même de la pélorie dans la *Théorie élémentaire de la Botanique*.

I. — HISTORIQUE

1. — Conception statique d'A. P. de Candolle.

S'il ne s'est pas directement occupé de la nature et de l'origine de la pélorie, de Candolle nous fournit des remarques intéressantes au sujet des rapports des fleurs zygomorphes ou actinomorphes avec la statique générale de la plante. En taxinomiste avisé, il examine les circonstances dans lesquelles les fleurs régulières apparaissent habituellement, soit dans une inflorescence à fleurs irrégulières, soit chez une espèce appartenant à une famille où la zygomorphie est ordinaire. Ayant observé que toutes les familles à fleur éminemment irrégulière n'offrent pas de fleurs terminales, il ajoute : « Quelquefois cependant, dans les Labiées, on trouve de véritables fleurs terminales et alors elles sont régulières comme on le voit fréquemment dans le *Teucrium campanulatum* et de temps en temps dans les *Galeopsis*. » D'autre part la Parnassie, qu'il rattache aux Violacées,

(1) A. P. de Candolle. *Théorie élémentaire de la Botanique*, 2e édit., 1819.

l'*Asarum*, qui est incontestablement une Aristolochiacée, font exception dans leurs familles respectives par la position terminale de leurs fleurs aussi bien que par leur régularité. En conséquence de Candolle pose cette loi : « Toute fleur naturellement terminale, droite et solitaire est régulière. »

S'élevant à un principe plus général, A. P. de Candolle considère la régularité comme le type, dont la zygomorphie est une altération. Il explique même par des raisons d'ordre mécanique comment les parties d'un même système, naturellement égales en grandeur, deviennent inégales ou irrégulières par suite de la gêne qui résulte pour certaines d'entre elles de leur position sur la tige. Mais n'allons pas nous méprendre sur le sens de ces explications mécaniques. De Candolle n'envisage pas l'intervention d'agents extérieurs propres à transformer la plante et à faire apparaître des caractères nouveaux, étrangers à son essence spécifique. Il se préoccupe seulement des phénomènes plus ou moins intimement liés avec la structure générale de la plante ; il n'est question que des conditions d'équilibre entre les parties données s'enchaînant réciproquement.

2. — Théories dynamiques.

Les premiers auteurs qui ont songé à déterminer les causes de la pélorie partent d'un point de vue diamétralement opposé à celui de de Candolle. Ils concentrent leur attention sur les facteurs externes, autant que les anciens maîtres s'absorbaient dans l'étude de la plante elle-même. On cherche d'abord les causes des anomalies en dehors de la plante. Thiébaut de Berneaud (1) les met sur le compte des traumatismes. Il attribue la pélorie « à un contact trop direct avec des végétaux cultivés, à la suite de lésions causées par la dent des animaux, le fer des instruments ou à la pression du pied ». Cette théorie primitive a trouvé de nos jours de fervents adeptes. Que diverses monstruosités, notamment des pélories, apparaissent à la suite des traumatismes, c'est évident, mais cela ne prouve pas qu'elles en soient la conséquence directe ; le traumatisme n'est

1) Thiébaut de Berneaud. Article Pélorie (*Dictionnaire pittor. d'Histoire naturelle de Guérin*, t. VII, p. 242, Paris, 1838).

ni suffisant, ni nécessaire pour réaliser la cause prochaine des pélories.

D'après les expériences de J. Peyritsch (1), la pélorie des Labiées serait déterminée par une insolation intense à laquelle les plantes seraient brusquement soustraites au cours de leur développement. Hermann Vöchting (2) fit des tentatives analogues sur les Linaires ; la diminution de l'intensité lumineuse parut favoriser la production des anomalies chez le *Linaria vulgaris* ; elle fut sans effet sur le *Linaria spuria*.

L'influence du géotropisme avait été invoquée par Peyritsch (3) pour expliquer la zygomorphie qui n'existe que chez des fleurs latérales ou penchées. L'action de la pesanteur déterminerait un accroissement prépondérant du côté incliné vers le sol. Cette cause de perturbation faisant défaut dans les fleurs normalement terminales, Peyritsch suppose que la pélorie résulte de la suppression de l'action unilatérale de la pesanteur.

Divers auteurs tentèrent de vérifier l'hypothèse de Peyritsch par la méthode expérimentale. Ces essais aboutirent à des résultats négatifs. H. Hoffmann (4) cherche vainement à provoquer l'apparition de la pélorie chez les Linaires en maintenant les boutons dans la position verticale où l'action de la pesanteur s'exerce également dans tous les sens. M. John Briquet (5) neutralise l'action de la terre en faisant tourner sur le clinostat des Galeopsis dont les corolles toutes jeunes ne manifestent encore aucune zygomorphie. Dans aucun cas le développement ne se produisit d'une façon pélorique. En présence de ces faits, on s'étonne que M. Penzig (6) dise encore que les pélories sont vraisemblablement produites par l'action de la pesanteur s'exerçant uniformément sur le sommet de l'inflorescence.

(1) J. Peyritsch. Untersuchungen über die Ætiologie pelorischer Bluthenbildungen (*Denkschriften d. k. Akad. d. Wiss.*, t. XXXVIII, 1877.

(2) H. Vöchting. Ueber Blüthen-Anomalien. Statistische, morphologische und experimentelle Untersuchungen (*Jahrb. f. wiss Botanik*, t. XXXI, 1898).

(3) J. Peyritsch. Ueber Pelorien bei Labiaten (*Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien*, t. LX, 1869).

(4) H. Hoffmann. Culturversuche (*Botan. Zeitung*, t. XXXVII, 1879).

(5) J. Briquet. Monographie du genre Galeopsis (*Mémoires de l'Acad. r. de Belgique*, t. LII, 1893).

(6) Penzig. *Pflanzenteratologie*, t. II, 1894.

Les agents externes : pression du pied, dent des animaux, instruments contondants ou tranchants, lumière, pesanteur, rentrent dans l'ordre des influences banales auxquelles l'être vivant n'est jamais soustrait et qui compliquent fatalement le développement normal ou tératologique. Aucun d'eux ne peut être sérieusement considéré comme la cause directe de la pélorie.

*
* *

Écartant les influences mécaniques ou physiques qui agissent actuellement sur la plante, divers auteurs ont mis en cause l'atavisme, envisageant la pélorie comme la réapparition d'un type réalisé chez les ancêtres de l'espèce à fleurs zygomorphes. A. P. de Candolle ne prévoyait pas qu'on prendrait à la lettre l'opinion qu'il exprimait quand il présentait les fleurs irrégulières comme une altération des fleurs régulières. « J'affirme, disait-il, que les Personées ne sont que des altérations du type des Solanées, parce qu'une Personée régularisée ne diffère pas d'une Solanée. » Cette assertion n'était pas moins téméraire que celle qui fait provenir le Cheval de l'Hipparion. La régularisation de la fleur n'effacerait pas les profondes différences qui séparent les appareils végétatifs des deux familles. De Candolle se bornait au fond à sérier des types morphologiques de fleurs sans préoccupation phylogénétique ; il n'entrait pas dans son plan de comparer les fleurs péloriées aux fleurs des familles voisines, mais s'il avait songé à préciser les relations morphologiques des anomalies et des fleurs normales, il est certain qu'il n'aurait pas rangé une Linaire à cinq éperons à côté d'une Solanée comme un type plus simple que la Linaire normale. Les pélories manifestent souvent un degré de complication difficilement compatible avec l'idée même de retour à un état ancestral moins évolué. Ces explications fantaisistes sont trop faciles à exploiter contre la théorie de l'évolution. Nous ne citons que pour mémoire ces conceptions phylogénétiques invérifiables. La recherche des causes de la pélorie n'en est pas réduite à cette *ultima ratio*.

L'hérédité est invoquée dans un sens plus restreint par M. Penzig. Les pélories latérales, qui mettent clairement en

MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VIe ARR.

Flore générale de l'Indo-Chine

Publiée sous la direction de H. LECOMTE
PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

L'ouvrage formera 7 volumes grand in-8, avec figures et 150 planches hors texte en lithographie

VIENT DE PARAITRE :

TOME I (complet) :

Renonculacées à Sapindacées

PAR

De Boissieu, Dode, P. Dop, A. Finet, F. Gagnepain, P. Guérin, A. Guillaumin, J.-D. Hooker, H. Lecomte, F. Pellegrin, C.-J. Pitard

1907-1912, 1 volume grand in-8°, de 1070 pages, avec 131 figures dans le texte et 26 planches hors texte, en lithographie .. **65 fr. 50**

Tome II : Fascicule I, par **H. Lecomte**, 1908, 56 pages avec 7 fig. et 1 planche hors texte..... **3 fr. 50**

Tome V : Fascicule I, par **L. Courchet, C. de Candolle** et **H. Lecomte.** 1910, 1 vol. in-8°, de 96 pages, avec 10 figures et 2 planches hors texte..... **6 fr. 50**

Tome VI : Fascicule I, par **F. Gagnepain.** 1908. 1 vol. in-8°, de 128 pages, avec 13 figures et 3 planches hors texte..... **9 fr.**

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Formation des pigments anthocyaniques, déterminée dans les feuilles par la décortication annulaire des tiges, par R. Combes. 1

Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique, par O. Lignier et A. Tison 55

La Pélorie et les anomalies connexes d'origine gamogemmique, par P. Vuillemin 187

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Figures dans le texte 1 à 40. — Structure de la fleur des Gnétales.

15938-11. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XVI. — Nos 4 à 6

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1912

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en Novembre 1912.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

---

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (en cours de publication).	Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.
22 volumes ..... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Étranger. ..... 30 fr.

échec la théorie qui attribue les pélories terminales à l'action de la pesanteur, ne se montreraient, selon cet auteur, que chez les plantes dont les ascendants ont présenté des pélories terminales provoquées par le géotropisme. C'est reculer la difficulté sur un terrain où elle devient insoluble en échappant à tout contrôle.

L'observation nous montre une certaine transmissibilité des conditions de la pélorie, puisqu'il existe des races horticoles, chez l'*Antirrhinum majus* par exemple, où la pélorie, terminale ou latérale, se propage par le semis. On voit par là que la pélorie tient au fond même de l'organisation, à la constitution intime du plasma germinatif. Elle est liée à la statique générale de la plante, comme la présence de fleurs régulières au sommet de l'inflorescence des Labiées ou de la tige du genre *Asarum* parmi les Aristolochiacées dans la conception de de Candolle. Mais l'équilibre de structure auquel se rattache la pélorie diffère de l'équilibre habituel de l'espèce, puisqu'il est réalisé dans des circonstances rares, en apparence exceptionnelles.

II. — MÉTHODE DE LA TÉRATOGÉNIE

La recherche des causes de la pélorie et des autres monstruosités est justiciable de la même méthode que la recherche des causes de la maladie. L'intervention des agents extérieurs n'est pas indifférente à la réalisation des anomalies; mais elle n'est efficace qu'autant que le sujet *réagit* d'une façon déterminée par sa propre constitution. L'expérimentateur ne saurait créer une pélorie ou une maladie. De même que l'inoculation d'un microbe ou d'un virus permet à l'organisme prédisposé de devenir malade, ainsi les circonstances extérieures sur lesquelles nous avons prise réalisent ou entravent les conditions nécessaires à la manifestation de certaines propriétés latentes, par exemple la propriété que possède telle plante de former des fleurs régulières à la place de fleurs zygomorphes.

La part de la pesanteur, de la lumière, des traumatismes, dans la genèse des pélories, fût-elle mieux démontrée qu'elle ne l'est, ne saurait être considérable, puisque chez les descen-

DEC 28 1912

dants d'une plante péloriée, l'anomalie réapparaît sans nouvelle intervention de ces facteurs externes.

La pélorie qui frappe nos regards au moment où se développent des éperons à tous les pétales, était déjà réalisée dans le bouton; elle existait en puissance dans la tige qui le porte, dans la graine, dans tout le protoplasme spécifique de la plante.

Nous n'avons malheureusement aucun moyen d'analyser ces propriétés essentielles. Nous ne les connaissons que par leurs conséquences. Nous nous arrêtons volontiers aux formes tranchées qui, tout en différant de la forme coutumière, répondent au besoin de fixité, d'équilibre, qui hante notre esprit. Une pélorie satisfait si pleinement nos conceptions esthétiques, qu'on ne lui applique pas sans répugnance le nom de monstre. On y verrait plutôt une expression supérieure de la force plastique de la plante, un pas en avant de l'évolution, une mutation.

Mais il est stérile de se figer dans la contemplation des formes parfaites. Considérées isolément, elles ne nous apprennent rien ou ne nous suggèrent que de vaines théories. Les faits isolés échappent à toute interprétation scientifique. Nous n'avons entrevu les causes de la pélorie que le jour où nous nous sommes aperçu que les fleurs péloriées coexistaient dans un champ, dans une plante, dans la postérité d'une même Linaire, avec des anomalies très différentes, généralement négligées des naturalistes comme des fleurs mal bâties, désordonnées, se prêtant mal à une description conforme aux règles établies. Parmi ces spécimens incohérents, on observait de nouveaux équilibres différents de la pélorie : des fleurs métaschématiques, c'est-à-dire munies d'une lèvre postérieure monopétale et d'une paire d'éperons en avant, des fleurs à corolle normale dont le staminode était remplacé par une étamine fertile. Dès lors la question se présentait sous un jour nouveau. Ces propriétés insolites du protoplasme, que nous ne connaissions que par les pélories, se traduisaient visiblement par un nombre illimité de formes nouvelles reprenant leur équilibre suivant trois types définis, distincts du type habituel.

Les formes déréglées sont souvent pléiomères. Nous pûmes

déterminer leur cause prochaine, démontrer qu'elles résultaient de la concrescence de deux ou plusieurs boutons, préciser la part qui revenait à chaque fleur élémentaire dans l'élaboration de la fleur monstrueuse.

Les nouveaux équilibres zygomorphes et actinomorphes, réalisés sans le concours de pièces supplémentaires, concordaient avec les formes précédentes, comme ils concordaient entre eux, par l'hypertrophie de certaines pièces (staminodes devenus étamines, pétales nectarifères multiples). Les transitions aidant, il devint manifeste que la gamogemmie florale était à l'origine de ces diverses anomalies.

De Candolle, ainsi que nous l'avons rappelé plus haut, avait souligné l'intérêt du genre *Asarum*, dont les fleurs régulières ne sont pas moins exceptionnelles dans la famille des Aristolochiacées, qu'une fleur péloriée sur un pied de Linaire. En étudiant l'anatomie de l'*Asarum europaeum* (1) nous avions reconnu que son pédoncule résulte de l'agrégation de deux bourgeons. Le même phénomène de gamogemmie explique à la fois la fleur d'*Asarum* et la pélorie.

Ces exemples nous montrent par quelle méthode on réussit parfois à remonter aux facteurs morphogéniques qui sont les causes prochaines des caractères rares comme des caractères habituels d'une espèce. La méthode consiste à faire des *observations sériées et comparatives* des formes diverses, régulières ou désordonnées, fréquentes ou rares, qui ont entre elles quelque caractère commun et à rechercher la cause commune susceptible d'être attribuée aux unes et aux autres.

Telle est la méthode qui nous a guidé. Ce qui manquait aux observations antérieures, c'est la continuité. Ce qui les rendait stériles, c'est la croyance erronée que la pélorie apparaît brusquement sans formes transitoires, sans lien génétique avec des anomalies de forme différente.

Les matériaux de cette étude nous ont été fournis principalement par les Linaires, terre classique de la pélorie. Nous avons commencé par le *Linaria vulgaris* qui nous a introduit au cœur du sujet, grâce à l'heureuse rencontre de diverses ano-

(1) P. Vuillemin. Les unités morphologiques en botanique (Association française pour l'Avancement des sciences, *Congrès de Nancy*, 1886).

malies connexes de la pélorie, héréditaires comme elle. Un hybride, *Linaria striata* × *genistifolia*, nous a donné quelques exemples démonstratifs de gamogemmie manifeste conduisant à la pélorie. Le *Linaria spuria*, a l'avantage de fournir la pélorie et les anomalies connexes aussi abondamment et aussi communément qu'on peut le souhaiter.

III. — LA GAMOGEMMIE

Avant d'entrer dans le détail des observations, il est bon d'étayer la théorie de la gamogemmie de quelques exemples empruntés à l'organisation normale des pousses végétatives ou florales et à l'organisation tératologique de la fleur, en précisant quelques faits concernant d'autres genres de Scrofulariacées et de Labiées.

*
* *

1. — Gamogemmie dans l'appareil végétatif, à l'état normal ou tératologique.

Nous avons démontré jadis (1) que les membres homologues ne sont pas nécessairement isologues. Une feuille embrassante d'Ombellifère est homologue d'une pièce de la collerette ; elle n'en est pas isologue, car elle résulte de l'agrégation de tous les rudiments foliaires d'un verticille. De même le rameau végétatif est une tige comme le rayon de l'ombelle, mais il équivaut à tout un verticille de rayons, car il s'insère sur toute la périphérie de la tige par de nombreux couples de faisceaux gemmaires escortant les faisceaux foliaires. L'unité morphologique d'ordre supérieur est intégrée dans la tige comme dans la feuille, car, malgré leur plurivalence, les membres agrégés présentent, aussi bien que les membres élémentaires de l'ombelle, les caractères essentiels de la définition de la tige ou de la feuille, du moins dans leur partie libre.

Les Composées (2) offrent des types de gamogemmie aussi nets que ceux des Ombellifères.

(1) P. Vuillemin. *Loc. cit.*
(2) P. Vuillemin. Tige des Composées, Paris, J.-B. Baillière, 1884.

L'intégration de l'unité morphologique d'ordre supérieur procédant de la gamophyllie ou de la gamogemmie n'est pas toujours complète. Dans les feuilles stipulées, les membres latéraux ne sont pas totalement absorbés par la portion médiane : les stipules sont les vestiges de phyllomes dont la nervation propre est d'autant plus réduite que les branches anastomotiques transmettant leurs matériaux au membre privilégié sont plus développées (1).

Il est bien certain que beaucoup de tiges d'apparence simple sont plurivalentes sans que la gamogemmie ait laissé de traces apparentes, telles que la pluralité des paires de faisceaux gemmaires. De même en cytologie la pluralité des chromosomes est un vestige de l'agrégation de plusieurs noyaux élémentaires en noyaux d'ordre supérieur ; mais on se méprendrait si l'on voulait considérer comme isologues tous les noyaux qui ont des chromosomes en nombre égal, car tous les chromosomes ne sont pas équivalents et chacun d'eux résulte de l'association d'un nombre variable et inconnu d'éléments plus simples.

Il est donc souvent impossible de déterminer la valeur relative des unités semblables qui composent les plantes normales.

*
* *

La tératologie fournit des points de comparaison directe des tiges accidentellement gamogemmes avec les tiges normales correspondantes. Dans la fascie, la portion aplatie de tige qui caractérise l'anomalie contient plusieurs stèles parallèles, tandis que le sommet se résout en digitations reprenant la structure habituelle de la tige et que la base est le siège d'une concrescence plus intime des faisceaux en un cylindre central volumineux. La gamogemmie, incomplète dans la portion fasciée, disparaît dans les sommets désagrégés et aboutit à la formation intégrale d'une tige plurivalente à la base, du moins dans quelques cas.

A défaut d'aplatissement de la tige, l'association des bourgeons se révèle, d'une part, comme au sommet des fascies,

(1) P. Vuillemin. La subordination des caractères de la feuille dans le phylum des Anthyllis (*Bull. Soc. des Sc. de Nancy*, 1895).

par la juxtaposition de plusieurs rameaux à l'aisselle d'une feuille gamophylle, cas fréquent chez les Monocotylédones, même à l'état normal, d'autre part, comme au-dessous des fascies, par l'épaisseur et la succulence insolites d'une tige cylindrique.

M. Blaringhem (1) a signalé des faits de ce dernier ordre coexistant avec des fascies dans des grappes de Maïs et des tiges de Bourse à pasteur. Il les désigne par l'expression de *fascies cylindriques*. Bien que l'épithète cylindrique s'accorde mal avec l'acception traditionnelle du mot fascie en tératologie et qu'il nous semble fâcheux d'imposer aux fascies classiques le terme binominal de *fascies aplaties* qui, vu les usages, donne l'impression d'un pléonasme, nous retenons de l'observation de M. Blaringhem l'idée très juste que certaines tiges charnues, comme les fascies, sont des expressions d'un même fait morphogénique, la gamogemmie. Ajoutons que le raccourcissement des entre-nœuds, la condensation des bourgeons, observés par M. Blaringhem dans les « fascies cylindriques » suffisent parfois, en l'absence de succulence, à révéler l'influence de l'agrégation d'éléments gemmaires.

Dans les deux exemples cités par M. Blaringhem, la tige plurivalente portait des fleurs modifiées. Le Maïs avait des épis androgynes, la Bourse à pasteur des fruits à 4 valves, parfois 6 et 8, au lieu de 2. Comme les anomalies de la famille des fascies, ces modifications florales se sont montrées héréditaires. M. Blaringhem y trouve même la caractéristique d'une nouvelle espèce, *Capsella Viguieri*, issue par mutation du *Capsella Bursa-pastoris*.

Ce qu'il nous importe de retenir, c'est que des anomalies florales héréditaires, telles que la polycarpie, apparaissent dans les mêmes conditions que la fascie et les autres formes de la gamogemmie tératologique.

2. — Gamogemmie florale à l'état normal.

La gamogemmie est aussi fréquente dans les pousses florales

(1) Blaringhem. Mutation et traumatismes (*Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, t. XLI, 1907).

(2) Blaringhem et Viguier. Une nouvelle espèce de Bourse à pasteur (*Capsella Viguieri* Bl.) née par mutation (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLI, 1910).

que dans les pousses végétatives. Elle représente l'état habituel, normal, dans le genre *Asarum*. La pousse annuelle de l'*Asarum europaeum* porte à son sommet deux feuilles rapprochées, mais nettement distiques ; le pédoncule qui semble la terminer est déjeté, après la chute de la fleur, vers l'aisselle de l'avant-dernière feuille, tandis que le bourgeon sympodique qui continuera l'axe l'année suivante paraît d'abord axillaire de la dernière feuille. A s'en tenir aux apparences extérieures, on ne saurait dire si le bourgeon floral et le bourgeon de remplacement sont tous deux axillaires, s'ils représentent le sommet bifurqué de la tige, ou si l'un d'eux est axillaire, l'autre terminal.

L'anatomie fournit des résultats qui nous ont frappé depuis longtemps. Le bourgeon qui fournira la pousse de l'année suivante s'insère à l'aisselle des deux feuilles supérieures. Chacune de ces feuilles a son faisceau médian flanqué de deux faisceaux gemmaires. Les faisceaux axillaires de l'avant-dernière feuille cheminent dans l'écorce de chaque côté du cylindre central du pédoncule et viennent émerger avec ceux de la dernière feuille en un bourgeon agrégé.

Le pédoncule ne tire donc aucun faisceau de l'aisselle des feuilles supérieures de l'année où sa fleur s'épanouit, puisque le bourgeon de remplacement les absorbe tous. Il semble que la tige est définie par une fleur dans laquelle se terminent les quatre faisceaux caulinaires. Mais ceux-ci ne sont eux-mêmes que les deux paires de faisceaux gemmaires associées dans le bourgeon de remplacement de l'année précédente.

La gamogemmie est donc l'origine de la régularité de la fleur des *Asarum* aussi bien que de son apparence terminale, c'est-à-dire des deux caractères qui rendent ce genre exceptionnel dans la famille des Aristolochiacées.

La fleur d'*Asarum*, qui, par sa régularité, est aux fleurs des autres Aristolochiacées ce que la pélorie est aux fleurs ordinaires des Scrophulariacées ou des Labiées, se distingue des genres voisins par son origine aux dépens de deux bourgeons élémentaires intimement fondus en une unité florale d'ordre supérieur. Ce n'est pas une fleur anatomiquement terminale ; c'est une *fleur bisaxillaire*.

3. — Gamogemmie florale tératologique.

La gamogemmie tératologique présente des degrés quand elle intéresse la pousse florale comme quand elle intéresse l'appareil végétatif. La *synanthie* résulte de l'agrégation de deux ou plusieurs fleurs qui gardent un certain degré de leur individualité propre comme les tiges dans la *fascie*. La *pélorie* représente l'intégration complète d'une unité florale d'ordre supérieur. Nous trouvons un autre état dérivé de la gamogemmie dans les fleurs métaschématiques de M. Penzig, dans lesquelles l'équilibre se rétablit dans une nouvelle symétrie zygomorphe, inverse en apparence de la symétrie primitive.

De Candolle (1) entrevoyait déjà un rapprochement entre la pélorie et la synanthie ; il considérait en effet comme synanthiques des fleurs terminales presque régulières chez les *Galeopsis*. Sa description sommaire n'a pas convaincu M. John Briquet (2). Ce dernier observe chez le *Galeopsis dubia* une synanthie axillaire d'une feuille bifide sans tendance à l'actinomorphie. Il décrit d'autre part une pélorie de *Galeopsis Tetrahit* entourée d'un involucre de bractéoles. Ne serait-ce pas l'indice d'une concrescence de plusieurs fleurs?

Nous possédons une observation faite près d'Épinal le 26 septembre 1894, sur un spécimen de la même espèce, dans lequel une fleur située au sommet d'un rameau est une synanthie. Une moitié est restée zygomorphe, tandis que l'autre est actinomorphe à trois sépales formant le calice de la moitié zygomorphe, trois pétales du type latéral constituant une corolle séparée à la gorge de la corolle zygomorphe et trois étamines. Le pistil commun aux deux fleurs est normal dans sa portion ovarienne; le style s'échappe de la corolle régulière ; les stigmates, au nombre de deux, font entre eux un angle de 120° et sont superposés à deux pétales, dont l'un est adossé à la corolle zygomorphe. Celle-ci s'insère un peu plus haut que la corolle régulière.

Cet exemple marque un acheminement de la synanthie vers la pélorie.

(1) A. P. de Candolle, Organographie végétale, t. I, 1827.
(2) *Loc. cit.*

*
* *

Divers *produits péloriformes*, pour employer la terminologie de M. Penzig, résultent manifestement de la concrescence de plusieurs pousses latérales. Ce phénomène est bien connu chez les Digitales, où M. Ph. de Vilmorin (1) le décrit en ces termes :

« Une des plus curieuses variétés de la Digitale pourpre est celle désignée sous le nom de *Digitale à fleur campanulée*. C'est une véritable monstruosité, résultant de la réunion de plusieurs fleurs, au sommet de la tige principale et souvent des latérales, en une seule et grande fleur en forme de cloche ou godet dressé rappelant certaines Campanules. La plante est naine, rameuse et se reproduit aujourd'hui assez franchement par le semis. » (Voir *Revue horticole*, 1896, p. 379.)

M. L. Marcello (2) invoque l'intervention des bractées supérieures dans la constitution des pélories plus ou moins compliquées de multiplication et de séparation des pétales, chez la Digitale et quelques autres plantes. Sans discuter la part d'hypothèse comprise dans cette interprétation, nous y relevons ce fait que la fleur en apparence pélorique et terminale se compose de fleurs naissant à l'aisselle de bractées, donc anatomiquement latérales.

Nous avons reconnu la même anomalie, non seulement chez le *Digitalis purpurea*, mais aussi sur un pied de *D. Thapsi* du Jardin botanique de Nancy, où elle nous avait été signalée par M. le médecin principal Guillemin. Outre les fleurs régulières caractérisées par la polymérie des sépales, des pétales, des étamines et des carpelles, et généralement accompagnées de bractées en hélice, on observe des fleurs hélicomorphes, dans lesquelles les bourgeons gamogemmes se dégagent à différentes hauteurs suivant la spirale génératrice et forment une corolle en cornet avec diverses concrescences entre les sépales, les pétales et les étamines.

M. Penzig compare aux Digitales campanulées les produits

(1) Ph. de Vilmorin, *Hortus Vilmorinianus* (*Bull. Soc. botan. de France*, t. LI, Appendix, 1904).

(2) L. Marcello, Poche osservazioni su alcune fiori pelorici (*Bull. Soc. nat. Napoli*, sér. 1, vol. XX, 1907).

péloriformes des *Pentstemon*, qui ont même origine. Nous en rapprochons les pélories terminales polymères que le même auteur signale chez les formes horticoles de *Gesnera*. Nous prévoyons également la gamogemmie de bourgeons successifs dans les pélories terminales de *Salvia candelabrum* et *S. verticillata* où M. Paul Magnus indique le calice et la corolle soudés en spirale.

*
* *

La pélorie héréditaire est classique chez l'*Antirrhinum majus*, puisque les catalogues des horticulteurs mentionnent dans cette espèce une variété *peloria*. Son origine réside dans la gamogemmie florale. Dès 1844, Ch. Martins rappelait une observation de Choisy, publiée par Chavannes, d'une fleur à deux ovaires avec corolle à sept lobes égaux et sept étamines.

J'ai rencontré en 1908, dans les plates-bandes d'ornement du Jardin botanique de Nancy, un Muflier d'origine inconnue portant plusieurs pélories et diverses autres anomalies. Les graines recueillies sur les fleurs normales de ce pied m'ont fourni trois générations dans lesquelles la pélorie se reproduisait sur la grande majorité des pieds. Les plantes anormales se distinguent de bonne heure par le faible allongement des grappes et l'abondance des ramifications caractérisant ce que l'on appelle une race demi-naine. A cet égard elles se comportent comme les Digitales à fleur campanulée. La plupart des pélories donnent l'impression de fleurs terminales. Elles résultent en réalité de la gamogemmie de plusieurs rudiments floraux peu éloignés de la base de l'axe ou des rameaux. Ces bourgeons latéraux renforcés par leur association fleurissent *avant leur tour* et arrêtent l'allongement. Il s'agit d'une sorte de télescopage du sommet de la tige et de ses bourgeons, comme dans les cas auxquels M. Blaringhem donne le nom de fascie cylindrique.

Le nombre des pétales et des étamines de la fleur péloriée d'apparence terminale est variable : 4, 5, 6 ou davantage, comme permettait de le prévoir la pénétration réciproque des bourgeons. Souvent le tube pentamère est escorté, soit en dedans, soit en dehors, par des pièces pétaloïdes qui n'ont pu trouver place dans le plan de la fleur qui tend à se régulariser.

La pélorie s'observe plus rarement au-dessous de la dernière fleur, mais surtout à son voisinage où la condensation favorise la gamogemmie. Parmi les autres anomalies concomitantes, signalons les fleurs dont les deux pétales de la lèvre postérieure sont séparés jusqu'à la base et surtout les fleurs hélicomorphes.

Une fleur de ma première culture (1909) avait la corolle enroulée en cornet : le bord était garni dans sa portion horizontale, de cinq lobes du type médian, dans sa portion oblique, de lobes plus allongés rappelant les pièces latérales de la lèvre antérieure ; il se prolongeait par une rainure verticale de couleur verte se continuant avec le calice. Malgré l'avortement de ses bractées et son apparence terminale, cette fleur hélicomorphe provenait de deux bourgeons latéraux au moins, insérés à des niveaux différents.

Bien que la pélorie atteigne chez l'*Antirrhinum majus* le même degré de perfection que dans l'exemple classique de la Linaire, elle y est accompagnée de pélories imparfaites et d'anomalies différentes, telles que l'hélicomorphose, dans lesquelles on trouve des indices manifestes de gamogemmie. La gamogemmie relève du raccourcissement des axes et de l'obstacle apporté à la croissance par la floraison intensive.

Le conflit de la végétation et de la floraison ne s'exerce pas avec la même énergie à toutes les périodes et nous voyons la pélorie, comme le raccourcissement des grappes, subir des variations successives.

Un pied qui avait résisté à l'hiver de 1909-1910 présenta beaucoup plus de pélories au début de la seconde année qu'à la saison précédente. La plupart des axes et des rameaux se terminaient par une pélorie. Faisait seule exception une tige couchée à la base, présentant dans sa portion rampante une cicatrice profonde tournée vers le sol (1) ; la tige et les rameaux n'ont eu que des grappes allongées sans fleurs anormales. Le reste de la touffe fournit en automne une seconde floraison entièrement normale.

Les données précédentes nous amènent à rechercher les

(1) Cet exemple prouve que le traumatisme, auquel on attribue diverses monstruosités, entraîne parfois l'effet inverse. La cause de ces changements variés réside, non dans l'action du milieu externe, mais dans les réactions diverses de la plante elle-même.

causes de la pélorie dans les circonstances qui favorisent la gamogemmie florale. Cette règle est-elle applicable au genre *Linaria* pour lequel Linné créa le nom de pélorie ? C'est ce que nous allons examiner.

DEUXIÈME PARTIE

LA PÉLORIE CHEZ LES LINAIRES

I. — LINARIA VULGARIS

La pélorie est maintes fois signalée, depuis 1744, chez le *Linaria vulgaris*. On s'est surtout attaché à recueillir les spécimens où toutes les fleurs d'un pied ou d'une inflorescence sont parfaitement régulières avec cinq éperons et un palais rotacé muni de cinq lobes égaux et arrondis.

1. — Pélorie totale.

J'ai observé ce type classique de la pélorie en août 1904 près de la chapelle Saint-Fiacre, entre Toul et Vaucouleurs. La grappe péloriée, accompagnée de grappes secondaires plus courtes, également péloriées, avait la même vigueur que les pousses normales du même pied qui, les années suivantes, ne m'a pas offert d'anomalies. Dans les cas de ce genre, aucun indice ne permet de soupçonner les causes de la pélorie.

Ces pélories, complètes d'emblée, mais fugaces, sont connues dans d'autres espèces, telles que le *Linaria dalmatica*, d'après M. Ph. de Vilmorin : « Des fleurs péloriées à cinq longs éperons, dit cet auteur, ont été observées en abondance durant une année sur un pied de la collection, sans jamais reparaître par la suite sur le même individu, pas plus que sur aucun autre. »

*
* *

2. — Pélorie et autres anomalies, disjointes.

Des pélories isolées se rencontrent dans les champs fauchés.

J'en avais trouvé une en 1893 entre la Camerelle et Chantraine, près d'Épinal. J'en découvris une autre dans le même champ, le 26 septembre 1894. Le pied avait été fauché. A 2 centimètres de la base naissait une branche terminée par un épi simple dont la fleur inférieure était péloriée (fig. 1). Cette fleur était au niveau d'un changement phyllotaxique : en effet les bractées isolées succédaient à des feuilles stériles verticillées par trois. On pouvait songer à appliquer à ce cas la théorie de Thiébaut de Berneaud et chercher une relation entre le traumatisme agricole et l'anomalie. Le rameau proventif développé après la moisson, renforcé par la section de l'axe, a épanoui ses feuilles trop rapidement pour laisser aux entre-nœuds le temps de s'allonger. Ce fait explique le rapprochement des feuilles inférieures en verticilles et permet de supposer une gamogemmie dans la pousse florale qui leur succède immédiatement et donne la pélorie.

Dans le voisinage de la plante péloriée, deux autres fleurs nous ont fourni des preuves plus explicites de gamogemmie.

La première (fig. 20) est une fleur latérale au-dessus de laquelle la branche devient filiforme et munie de feuilles et de boutons rudimentaires. Elle naît à l'aisselle d'une feuille courte, mais bifide. Sur le même orthostique et huit nœuds plus bas, deux feuilles contiguës portent chacune à son aisselle un pédoncule terminé par un jeune fruit. La bractée bifide résulte de l'interpénétration de deux feuilles semblables aux feuilles déjà juxtaposées au huitième nœud inférieur ; la fleur anormale est une synanthie due à la fusion de deux fleurs semblables à celles de la paire sous-jacente. Sa corolle a six pièces dont deux éperonnées correspondant aux lobes de la bractée et représentant le pétale antérieur de chaque fleur composante. Le calice a six sépales alternes avec les pétales. Par suite du rapprochement des éperons, l'étamine superposée au sépale antérieur fait défaut. L'androcée se rapproche de celui des fleurs normales, à cela près que l'étamine postérieure est fertile. Le pistil est normal, Le diagramme empirique (fig. 32) et le diagramme théorique (fig. 25), où sont ombrées les portions supprimées par compression réciproque des bourgeons, montrent la part respective des deux fleurs concrescentes.

La seconde fleur est une synanthie plus condensée que la précédente (fig. 19 et 33). La bractée simple possède deux nervures rapprochées de la ligne médiane. Le calice, l'androcée et le pistil sont normaux. La collaboration de deux fleurs à la formation de la corolle se traduit par une ligne suturale sous forme d'une rainure verdâtre en avant sur la ligne médiane du tube raccourci. L'unique éperon, court et mince, a la même position que l'éperon droit de la première fleur. Son pendant gauche, au lieu de s'intercaler dans la corolle gamopétale, est représenté par un filament inclus dans le tube, détaché du filet de la grande étamine gauche ; ce filament (fig. 18) s'élargit au niveau de la gorge, se recourbe et se termine par une sorte de casque safrané et velu comme la gorge elle-même ; il représente le sixième pétale de la synanthie et la pièce antérieure de la corolle de la fleur élémentaire de gauche.

3. — Association de la pélorie et des anomalies connexes.

Nous en serions réduits aux conjectures sur la parenté des trois anomalies que nous venons de trouver dans la même station et le même jour si nous nous en tenions à cette observation isolée. Nous allons les retrouver associées sur la même plante dans des conditions qui ne laissent plus de doute sur leur commune origine.

Le 19 septembre 1894, je rencontrai deux fleurs métaschématiques (fig. 23) mélangées à des fleurs normales sur un pied de *Linaria vulgaris* de vigueur moyenne, croissant parmi les Genêts à balai sur le talus adossé au pont du chemin de fer près du champ de tir de Saint-Antoine, à Épinal.

J'avais décrit l'année précédente (1) une série de monstruosités récoltées non loin de là sur les Linaires chétives qui couvraient un sable récemment rapporté. La mauvaise qualité du sol m'avait apparu comme la cause de diverses difformités de la corolle, se traduisant par des torsions, des fissures, des suppressions de pièces et l'apparition d'éperons supplémentaires, sans véritable pélorie. J'étais porté à chercher une

(1) P. Vuillemin. Monstruosités provoquées par les variations du milieu extérieur chez le *Linaria vulgaris* et le *Viola alba* (*Bull. de la Soc. des Sciences de Nancy*, séance du 1er décembre 1893).

connexion entre les conditions du milieu extérieur et la nouvelle anomalie. Mais je ne trouvai pas le moindre indice favorable à cette hypothèse.

L'année suivante, je retrouvai dans la même station des fleurs métaschématiques, non plus sur un pied, mais sur quatre ou cinq plantes différentes occupant 3 ou 4 mètres de longueur. Cette petite famille avait certainement des parents communs, ce qui montre que la forme insolite des fleurs se transmet par graines. J'examinai soigneusement les nombreuses Linaires disséminées le long de la voie ferrée et dans les champs avoisinants sans rencontrer une seule fleur monstrueuse.

Les pieds pourvus de fleurs métaschématiques présentaient tous des fleurs normales. La tendance héréditaire à reproduire les fleurs anormales ne devient donc manifeste que dans un petit nombre de fleurs. A côté des fleurs normales et des fleurs métaschématiques, j'observai plusieurs anomalies, telles que la multiplicité des éperons avec ou sans renversement du diagramme et de véritables pélories dans des fleurs qui, pour la plupart, avaient l'orientation habituelle. Enfin plusieurs fleurs dont la corolle et le calice étaient normaux possédaient une étamine fertile à la place du staminode postérieur (fig. 46, 47).

Dix-huit rameaux furent récoltés du 20 août au 5 septembre 1895. En y ajoutant les deux rameaux observés le 19 septembre 1894 au même endroit, cela porte à vingt le nombre de rameaux étudiés. Nous y avons relevé cinquante-huit fleurs anormales. L'aberration porte sur la disposition, la forme et le développement des pièces. Les nombres habituels ne sont pas changés ; nous trouvons toujours cinq phyllomes au calice, à la corolle, à l'androcée, deux au pistil.

Les anomalies constatées dans cette station sont classées dans le tableau suivant :

DATE DE LA RÉCOLTE.	NUMÉROS D'ORDRE DES RAMEAUX.	SPIRALE génératrice. Dextre.	SPIRALE génératrice. Sénestre.	COROLLE normale. Étamine postérieure égale aux moyennes.	COROLLE normale. Étamine postérieure courte.	PÉTALE impair postérieur. 2 éperons. Métaschéma.	PÉTALE impair postérieur. 4 éperons. Lèvre postérieure normale.	PÉTALE impair postérieur. 4 éperons. Palais pélorié.	PÉTALE impair postérieur. 5 éperons. Pélorie métaschématique.	PÉTALE impair antérieur. 2 éperons. Palais non pélorié.	PÉTALE impair antérieur. 3 éperons. Palais pélorié.	PÉTALE impair antérieur. 4 éperons. Palais pélorié.	PÉTALE impair antérieur. 5 éperons. Pélorie.	TOTAUX.
1895														
	1	+			1						1		1	3
	2	+		1	1					1	1			4
	3		0	?									1	1
	4	+			3								1	4
	5		+		1	1		1						3
	6	+		?		1								1
	7		+	1	1	1								3
	8		+	1	1	3		1	1					7
	9		+	1	1	1							1	4
	10		+	3		1								4
	11	+			1	1								2
	12	+		0	0	1								1
	13		+	1		1	1							3
	14	+		3								1	1	5
	15		+		1								1	2
	16	+		2		3								5
	17	+			?	2								2
	18		0		?	1								2
1894														
	19	+			?	1								1
	20		+		?	1								1
		10	8	13	11	19	1	2	1	1	3	1	6	58

Nous sommes d'abord frappés de la fréquence des fleurs d'apparence normale qui ont cinq étamines fertiles. Nous n'avions pas songé à les rechercher en 1894. Sur les dix-huit branches recueillies en 1895, quatre n'avaient que des fleurs flétries ou trop jeunes pour permettre d'étudier l'androcée. Sur les quatorze restantes, une seule nous a offert des staminodes dans toutes les fleurs à corolle normale. Cette branche (n° 12) n'avait qu'une fleur insolite, un métaschéma.

Sur les vingt-quatre fleurs de cette catégorie, treize ont l'étamine postérieure aussi développée que les deux étamines moyennes; dans onze cette étamine est plus petite, tout en étant pollinifère, en sorte que l'androcée se compose de deux étamines longues en avant, deux moyennes et une courte. Sur

les treize rameaux, quatre ont à la fois des étamines courtes et des étamines moyennes à la place de staminodes ; quatre n'en ont que du type moyen, cinq du type court.

Les fleurs à pétale postérieur impair, au nombre de vingt-trois, sont réparties sur quatorze rameaux, qui tous portent au moins un métaschéma typique à deux éperons.

Les six branches dépourvues de métaschémas ont des fleurs à pétale impair antérieur munies d'au moins trois éperons. Cinq d'entre elles fournissent une pélorie parfaite. Sur les quatorze branches pourvues de fleurs métaschématiques, nous avons une seule pélorie à cinq éperons et une fleur à trois éperons, péloriée au palais, présentant comme les précédentes un pétale médian en avant.

Ainsi, à ne considérer que les fleurs à multiples éperons, celles qui ont le pétale impair en avant et celles qui l'ont en arrière sont le plus souvent réparties sur des branches différentes (peut-être sur des pieds distincts).

Néanmoins ces anomalies peuvent avoir une origine commune. Toutes appartiennent à des plantes de la même lignée. De plus les unes et les autres sont également accompagnées de fleurs à corolle normale, mais à étamine postérieure fertile.

Quelques variantes sont à mentionner dans les groupes définis par le nombre et la disposition des éperons d'une part, par la régularité ou l'irrégularité du palais d'autre part. Elles portent sur le développement relatif et la direction des pièces florales.

Trois métaschémas sont légèrement aberrants. Dans l'un (fig. 24, 31) les éperons sont unis à la base sur une faible étendue et l'étamine antérieure manque. Dans le deuxième (fig. 10) les éperons sont raccourcis, surtout le gauche ; mais c'est surtout la lèvre postérieure qui est imparfaite, réduite à une courte languette ne rejoignant pas la lèvre antérieure et laissant un orifice béant d'où s'échappent les trois grandes étamines ; les deux postérieures restent incluses. Dans le troisième (fig. 21, 22), qui a l'éperon droit très court, le pétale postérieur est encore plus réduit et les étamines nettement exsertes.

Trois des rameaux auxquels appartiennent les métaschémas typiques portent en outre une fleur à quatre éperons appartenant

à la lèvre antérieure, dont le palais est régularisé et muni de quatre languettes arrondies comme celle du pétale antérieur normal. Dans l'une d'elles, le pétale qui forme la lèvre postérieure est resté dressé, tandis que, dans les deux autres, le palais est entièrement pélorié. Dans une dernière fleur, la pélorie se complète avec l'orientation métaschématique par l'addition d'un éperon postérieur inséré vers le tiers de la hauteur du tube ; cet éperon est court et dirige sa pointe en haut (fig. 9, 35).

Les deux dernières fleurs appartiennent à une tige robuste (n° 8) portant de bas en haut, sur une spirale génératrice sénestre, un fruit avancé, puis une fleur qui venait de perdre sa corolle et deux jeunes boutons. La cinquième et la septième fleur avaient la corolle normale et cinq étamines fertiles ; la sixième, la huitième et la dixième étaient métaschématiques ; la neuvième (fig. 9, 35) avait cinq éperons, et la onzième quatre éperons, avec l'orientation inverse des précédentes. Une même branche offrait donc un mélange de fleurs d'apparence normale à cinq étamines pollinifères et de fleurs à pétale impair postérieur, munies de deux, quatre ou cinq éperons. La pélorie réalisée par cette dernière relève apparemment de la même cause que les anomalies, si différentes en apparence, qui l'escortent.

Plusieurs fleurs offrent à la fois l'orientation habituelle avec cinq étamines fertiles et la pluralité des éperons. L'une (rameau n° 2) n'a qu'un second éperon, petit, à droite du principal. Une autre (fig. 11, 12, 43), contiguë à une fleur métaschématique (rameau n° 18), a trois éperons antérieurs et un palais unilabié incliné en arrière, les pétales postérieurs allongeant leurs languettes comme les pétales latéraux des fleurs ordinaires. Une fleur (fig. 7), appartenant au rameau n° 1 et précédant immédiatement l'avant-dernière décrite, unit à trois éperons antérieurs un palais pélorié, légèrement penché d'avant en arrière. Enfin le palais est parfaitement régulier dans une quatrième fleur munie, comme les deux précédentes, de trois éperons en avant (fig. 44).

La pélorie, déjà réalisée dans le palais et dans la portion de la base qui correspond à la lèvre antérieure, envahit le reste de

la fleur dans les spécimens que nous allons mentionner. Deux fleurs consécutives présentent, l'inférieure un palais incliné d'avant en arrière, et au pétale postérieur gauche un éperon moitié moins long que les trois antérieurs, la suivante (fig. 6) un palais semblablement penché et cinq éperons dissemblables ; les deux postérieurs sont plus étroits que les autres et atteignent les deux tiers de leur longueur ; ils descendent de manière à faire avec le pédoncule un angle de 40° ; les latéraux sont faiblement obliques ; le médian, presque horizontal, est un peu crochu. Dans une autre fleur (fig. 8), les deux éperons latéraux sont plus courts que l'antérieur ; les deux postérieurs sont réduits à de petites bourses arrondies. Le tube, fortement bombé en avant, est concave en arrière ; il y présente une fissure médiane par laquelle s'échappent les deux étamines moyennes et la postérieure, courte, mais fertile ; le tube redevient continu à la base du palais régulièrement pélorié. Une autre fleur (fig. 3) présente sous le palais pélorié un tube plus régulier ; néanmoins la base est munie d'une forte gibbosité d'où se détachent trois éperons ascendants ; les deux éperons postérieurs, arqués, se dirigent vers le haut ; le sépale postérieur est concrescent sur une grande longueur avec le sépale latéral gauche. La fleur unique (fig. 4) d'un petit rameau semble terminale, bien qu'en réalité elle soit axillaire d'une bractée insérée au sommet ; les cinq éperons sont ascendants et offrent une légère inégalité sans rapport avec aucun plan de symétrie.

La pélorie à cinq éperons est enfin réalisée dans deux fleurs où nous trouvons à peine à signaler une légère inclinaison d'arrière en avant du plan d'insertion des éperons et une disposition parallèle du plan terminal du palais. L'une d'elles (fig. 2, 45) précède immédiatement la dernière fleur à trois éperons et à palais pélorié, mentionnée précédemment.

*
* *

Nous venons de relever sur vingt rameaux d'une même lignée la présence de 58 fleurs anormales réparties de la façon suivante : 1° fleurs dont l'orientation est renversée, c'est-à-dire qui ont le pétale impair en arrière ; 19 ont deux éperons, 3 en

ont quatre, une seule en compte cinq ; 2° 24 fleurs normalement orientées avec l'étamine postérieure fertile ; 3° 11 fleurs à pétale impair antérieur dont les éperons sont au nombre de 2 une fois, de 3 trois, de 4 une fois, de 5 six fois. Dans ce dernier groupe, les éperons surnuméraires s'ajoutent progressivement à partir de l'éperon normal. Cette progression se faisait exceptionnellement d'un seul côté pour donner une fois seulement une corolle à deux éperons ; ou bien elle se propageait plus loin d'un côté que de l'autre et donnait une corolle à quatre éperons. Les éperons allaient en décroissant d'avant en arrière, si bien que, le plus souvent, les deux éperons postérieurs étaient réduits ou même nuls. La pélorie véritable apparaissait comme l'intégration relativement rare de cet envahissement progressif.

La pélorie ne se présente point ici comme un type floral nettement opposé au type zygomorphe primitif ; la symétrie bilatérale et la symétrie rayonnée ne se montrent point comme deux formes de fleurs spécifiquement tranchées, mais comme deux termes éloignés d'une *série* continue, amorcée par le type du second groupe, dans lequel l'androcée comprend déjà cinq pièces équivalentes, bien que la corolle ne semble pas encore modifiée.

Les fleurs du premier groupe s'acheminent aussi vers la pélorie par une voie parallèle, mais indépendante, puisque la déviation initiale de l'androcée s'accompagne du renversement du diagramme. Nous saisirons mieux les relations du métaschéma et de la pélorie en étudiant le *Linaria spuria*.

*
* *

Les fleurs péloriées ont tantôt l'orientation normale (fig. 45) tantôt l'orientation métaschématique (fig. 35). Il en est de même des autres fleurs qui s'écartent à divers degrés du type normal sans être actinomorphes. Le métaschématisme n'est donc pas la cause initiale de toutes ces anomalies, mais il doit dépendre d'un *primum movens* qui leur est commun. C'est ce point de départ qui reste à déterminer.

Nous avons été frappé d'abord de l'inconstance de la direction

de la spirale génératrice dans les rameaux munis de fleurs monstrueuses. Mais le sens de l'enroulement de l'hélice est indifférent à leur production. Sur les 20 rameaux, 2 ont une hélice de sens indéterminé par suite de disposition pseudo-verticillée, 10 sont dextres, 8 sénestres. Sur les 58 fleurs anormales, 3 appartiennent aux rameaux indéterminés, 28 aux rameaux dextres, 27 aux rameaux sénestres. La balance se maintient pour les fleurs à corolle normale à 5 étamines (12 dextres et 12 sénestres), pour les fleurs métaschématiques à 2 éperons (9 dextres, 9 sénestres et 1 indéterminée). Les sénestres l'emportent seulement pour les fleurs métaschématiques à 4 ou 5 éperons (toutes 4 sénestres), les dextres pour les fleurs à orientation normale et à éperons multiples (7 dextres, 2 sénestres et 1 indéterminée).

L'idée d'une synanthie initiale ne pouvait pas être éveillée par l'examen de cette récolte où toutes les pièces florales sont en nombre normal. A défaut de différence numérique à l'égard des fleurs normales, nous trouvons une différence qualitative. Tandis que la cinquième étamine est normalement réduite à un staminode, les cinq étamines sont fertiles dans toutes nos fleurs anormales.

Ce caractère commun apparaît comme la déviation initiale, l'anomalie-mère d'où dépendent toutes les autres. Ce renforcement des fleurs par la présence de 5 anthères fertiles au lieu de 4 s'expliquerait d'une façon satisfaisante si l'on pouvait supposer l'interpénétration intime de deux bourgeons, de deux rudiments floraux, en un mot une forme particulière de la gamogemmie florale, telle qu'on en connaît un exemple dans la synanthie.

Une telle hypothèse demandait à être confirmée par des indices mieux démontrés de synanthie. Convaincu que l'anomalie polymorphe du *Linaria vulgaris* observée dans la nature était transmissible, puisque nous l'avions relevée deux années de suite sur un nombre croissant de pieds dans un espace limité, nous l'avons reproduite de semis et nous avons obtenu une série de formes nouvelles où les caractères de la synanthie étaient devenus explicites et incontestables.

*
* *

Le 14 septembre 1895 nous récoltons des graines sur la base d'une branche portant au sommet cinq fleurs normales, une pélorie à 5 éperons, une fleur à 3 éperons péloriée au palais, une fleur à corolle normale et à 5 étamines fertiles. Semées sur couche à Malzéville, ces graines germent en partie au printemps suivant, en partie seulement en 1897.

Les germinations de 1896 sont repiquées le 1er juillet. La première floraison est normale. Un petit nombre de fleurs seulement ont les cinq étamines pollinifères. La floraison reprend sur quatre de ces pieds en juin 1897. Les fleurs à corolle normale et à cinq étamines fertiles sont fréquentes. Les fleurs métaschématiques se montrent rares.

Nous en comptons deux seulement et une unique pélorie tétramère accompagnée d'un calice pentamère, appartenant à un pied qui porte d'autres fleurs tétramères. Les fleurs irrégulières sont relativement nombreuses. Les signes de gamogemmie florale s'y révèlent de trois façons différentes : 1° par une pièce éperonnée supplémentaire intercalée aux autres pétales ; 2° par une languette détachée de la corolle ; 3° par une augmentation numérique de chaque verticille dans des fleurs parfois accompagnées de deux bractéoles ou portées sur un pédoncule élargi.

Les fleurs anormales sont réparties de la façon suivante sur les quatre pieds.

Le pied n° 1 fournit trois corolles munies à la base d'une languette spatulée velue, détachée d'un côté de l'éperon. L'une de ces fleurs était précoce, étant épanouie le 16 juin, et renfermait cinq étamines pollinifères ; la seconde était ouverte le 13 septembre, la troisième encore close à cette date. Cette plante se fait surtout remarquer par des signes d'hypotrophie. Une fleur du 13 juin avait l'éperon réduit à une languette de 1mm.5, enroulée en arrière ; sa face postérieure était atrophiée ; les étamines contiguës étaient plus courtes que les latérales et égales à la postérieure, qui était pollinifère, mais à filet aminci. Quatre fleurs épanouies du 13 au 16 août avaient 4 pétales, 4 éta-

mines et 2 carpelles antéro-postérieurs. Les trois premières avaient le calice tétramère et diagonal, les étamines didynames sans staminode, la corolle normale dans la lèvre antérieure avec une lèvre postérieure monopétale ; la quatrième avait quatre pétales égaux, éperonnés, orthogonaux, quatre étamines égales. La pélorie trétamère n'était troublée que par la présence du sépale postérieur révélant la contraction des verticilles réduits à quatre pièces.

Le pied n° II donne un métaschéma le 11 septembre, un éperon surnuméraire le 13 septembre. Cet éperon, placé à droite du principal, n'en atteint que la demi-longueur; la fleur est d'ailleurs normale, même pour l'androcée. La septième fleur d'un rameau, d'ailleurs normal dans les fleurs précédentes comme dans la suivante, était munie, à gauche de l'éperon, d'une longue languette filiforme dilatée au sommet, safranée et velue en dehors. Deux anomalies analogues existent sur un autre rameau avec une pélorie parfaite à cinq éperons, dont un antérieur. La fleur inférieure est normale ; dans la seconde, (fig. 15, 34), un épaississement oblique du tube de la corolle part à gauche de la racine de l'éperon, se dégage sur le plan médian et se dresse en avant sous forme de spatule concave et lisse du côté qui regarde le tube; la face externe convexe est bordée de deux bandes safranées, velues, confluant au sommet en une sorte de casque analogue au palais du pétale antérieur (fig. 16) ; comme de ce dernier, il s'en dégage un lobe lisse, demi-circulaire. Cette corolle est tombée le 2 juillet, emportant le vestige de sa fleur jumelle. La troisième fleur, épanouie en même temps que la précédente, ne portait qu'un rudiment réduit à un appendice filiforme. La fleur suivante était péloriée.

Toutes les anomalies du pied n° III étaient fleuries au mois de juin. Elles comprennent un métaschéma le 29. La cinquième fleur et l'une des suivantes, épanouies le 6 et le 11 dans la grappe terminale d'une tige principale, portent chacune une languette pétaloïde, dilatée au sommet velu comme le palais. L'appendice est situé à gauche de l'éperon et partiellement concrescent au tube de la corolle dans la première; il est situé à droite et libre dès la base dans la seconde; il est plus court et plus pâle que le précédent, d'ailleurs

semblable. Abstraction faite de cette superfétation, les deux fleurs sont normales.

Dans une fleur ouverte le 11 juin (fig. 14, 37), la pièce supplémentaire a pris rang dans le tube et manifeste sa présence au palais par un second lobe arrondi à droite du principal, en sorte que la lèvre antérieure, normale à gauche, présente à droite un lobe supplémentaire intercalé entre le médian et le latéral, lui-même échancré. Sous le lobe accessoire se détache un petit éperon long seulement de $0^m,0045$, tandis que le principal mesure $0^m,015$. Le pétale éperonné surajouté tient la place de la languette exclue de la corolle dans les fleurs précédentes, enfermée dans le tube de la fleur du 26 septembre 1894 (fig. 33). L'androcée et le calice ne sont pas modifiés.

Deux fleurs d'un même rameau, épanouies le 18 et le 19 juin, ont une corolle pentamère comme les verticilles voisins; mais le pétale placé à gauche du médian possède un éperon un peu moins long que le principal dans la première (fig. 17, 41), beaucoup plus court dans la seconde. Le palais n'est pas modifié dans la lèvre antérieure; mais les deux pétales postérieurs sont séparés jusqu'au tube et écartés de la ligne médiane. En même temps, le staminode est remplacé par une cinquième étamine fertile, à peu près aussi longue que les latérales. Dans ces fleurs pentamères, les signes de renforcement se traduisent, d'une part dans la corolle par la présence d'un second éperon et par l'écartement des lobes de la lèvre postérieure, d'autre part dans l'androcée par le développement des sacs polliniques de la cinquième étamine.

La fleur hexapétale du 11 juin est la seconde d'une grappe dont la fleur basilaire, insérée à un demi-millimètre plus bas, est plus compliquée (fig. 40).

Celle-ci appartient en réalité à un ramuscule né à l'aisselle de la feuille inférieure, car on distingue tout contre le calice, du côté de la tige-mère, deux bractéoles rapprochées, se distinguant des sépales parce qu'elles restent étalées après l'anthèse, alors que les sépales sont connivents. La corolle, ouverte le 10, s'est détachée le 23 juin, découvrant un style et un stigmate encore verts. Les pièces constitutives de la fleur sont en nombre normal. Cependant la corolle et l'androcée manifestent des signes

d'évolution progressive qui sont d'accord avec la présence de deux bractées pour faire envisager la fleur comme bisaxillaire et gamogemmique. La corolle possède trois éperons principaux, contigus, dont le médian est superposé à la bractée-mère du ramuscule, beaucoup plus puissante que les bractéoles. Un examen superficiel aurait donc pu donner l'impression qu'il s'agit d'une fleur ordinaire, axillaire de cette bractée. S'il en était ainsi, la présence des bractéoles serait aussi paradoxale que l'irrégularité et la complication de la corolle. Outre les trois longs éperons, la lèvre d'apparence antérieure est renforcée à gauche d'une pièce brièvement éperonnée. Reste à droite un seul pétale dressé, ayant les caractères de la lèvre postérieure. Les quatre éperons sont surmontés d'un palais semblable à celui du pétale médian des fleurs ordinaires et muni de quatre lobes arrondis. L'androcée se compose de cinq étamines fertiles : trois longues entre les éperons, une moyenne entre un grand éperon et le pétale dressé, une courte entre celle-ci et l'éperon rudimentaire. Les fleurs qui suivent, sauf la seconde déjà décrite, ont l'aspect normal, mais deux sur quatorze ont les cinq étamines fertiles.

Une autre fleur (fig. 13, 36) ressemble à la précédente par sa position à la base d'une grappe sur un ramuscule bibractéolé. La corolle est presque identique, à cela près que le pétale postérieur gauche, dont le palais est annexé à la lèvre d'apparence antérieure, est dépourvu d'éperon rudimentaire. En outre, la seconde fleur composante a laissé un vestige apparent sous forme d'un rudiment de pétale superposé à la bractéole gauche et flanqué d'un rudiment de sépale. Celui-ci est représenté par une marge verte au bord du pétale dressé qui simule une lèvre postérieure monopétale. Le pétale surajouté est concrescent au bord libre du pétale sans éperon annexé à la lèvre d'apparence antérieure ; il se retourne de manière à présenter en dehors un revers safrané, couvert de poils comme les pièces du palais.

Malgré la persistance de débris qui n'ont pas trouvé place dans la constitution régulière de la fleur agrégée et qui témoignent de l'indépendance originelle des fleurs élémentaires, le trouble qu'ils jettent dans la symétrie de l'unité nouvelle est assez restreint pour que le produit gamogemmique donne l'im-

pression d'une fleur étrangère aux bractéoles, insérée à l'aisselle de la feuille-mère. Si l'on fait abstraction de ces vestiges, on pourrait donc croire que l'on a une fleur à 3 éperons antérieurs et à 5 étamines dont la postérieure plus courte. Dans cette fleur, le style et les anthères manquaient. Le filet de l'étamine courte était d'ailleurs aussi gros que les autres. L'ovaire était normal.

Les signes de gamogemmie sont encore plus évidents dans la fleur du pied n° III qui nous reste à décrire (fig. 26). Le rameau qui la porte présente à la base deux feuilles juxtaposées et légèrement concrescentes, avec deux bourgeons distincts, très jeunes. Viennent ensuite cinq feuilles alternes, puis deux boutons à l'aisselle de feuilles insérées sur le même plan, divergeant de $\frac{2}{3}$. Les deux feuilles suivantes sont rapprochées; c'est de leur double aisselle que naît le pédoncule gamogemmique, élargi dans le plan transversal. Les six fleurs suivantes, normales, sont épanouies le 26 juin; la fleur monstrueuse s'était ouverte la première.

Le calice normal est renforcé d'un sixième sépale, impair, antérieur, inséré entre les bractées, et d'une septième pièce plus petite intercalée entre les deux sépales de droite, et dont l'influence ne se fait pas sentir dans le reste de la fleur. Six étamines sont superposées aux autres sépales, la postérieure réduite à un staminode, les deux suivantes de taille moyenne, les trois antérieures longues. La corolle hemaxère ne diffère du type habituel que par la présence de deux pieces du type antérieur au niveau des bractées; elles ont chacune un long éperon et un lobe arrondi. Le style et le stigmate ne paraissent pas extérieurement modifiés, mais l'ovaire est quadriloculaire.

La pléiocarpie s'explique par l'association de rudiments fournis par une fleur droite et une fleur gauche (fig. 25). L'ovaire à quatre loges ne résulte pas de la simple juxtaposition de deux ovaires élémentaires. En effet les placentas, au lieu d'être groupés deux à deux de part et d'autre de la cloison transversale, partent tous quatre de l'intersection des cloisons, c'est-à-dire de l'axe commun à tout le système. L'ovaire quadriloculaire, construit à frais communs par quatre carpelles, réalise une

nouvelle unité, affranchie de l'influence individuelle des fleurs composantes. L'examen attentif de la coupe transversale indique même une accélération évolutive telle, que la cloison transverse s'est constituée plus vite que la cloison médiane. En effet, la première offre une coupe sensiblement rectiligne, séparant l'ovaire en deux moitiés dont la postérieure est plus petite que l'antérieure. Les cloisons qui subdivisent ces deux loges inégales ne se rejoignent pas exactement au milieu de la cloison bilatérale : celle de la loge postérieure aboutit un peu à gauche, celle de la loge antérieure un peu à droite. L'intégration de l'unité supérieure est complète dans le style et le stigmate.

Dans ce cas où l'intervention de deux fleurs est de toute évidence, les caractères primitifs des parties composantes sont profondément altérés, comme si leur individualité était absorbée dans l'unité supérieure de la synanthie. On comprend par là que cette fusion atteigne souvent un tel degré d'intégration que des fleurs d'origine gamogemmique deviennent difficiles à distinguer des fleurs normales.

L'unique anomalie du pied n° IV (fig. 39) ressemble extérieurement à celle qui vient d'être décrite. Les trois premiers verticilles floraux n'en diffèrent que par l'absence du septième sépale exigu. Mais l'ovaire n'a qu'une cloison et cette cloison est dans le plan qui coupe le sépale intercalé entre les deux éperons, la grande étamine superposée, le staminode opposé et le sépale qui semble postérieur. Si nous considérions ce plan comme médian de même que dans la fleur précédente, les carpelles seraient situés dans le plan transversal, contrairement à la règle commune à toutes les Scrofulariacées. La position de l'ovaire nous montre que ce plan est transverse et que les éperons, au lieu d'être rapprochés du plan antéro-postérieur, sont latéraux. Le plan médian de l'ovaire passe approximativement par les deux bractées subopposées.

La fleur hexamère à deux éperons résulte donc de la concrescence de deux fleurs opposées (fig. 38), fournissant chacune un pétale médian superposé à la bractée et privé de son éperon, deux autres pétales dont l'un a poussé un éperon du côté opposé à la tige-mère, deux sépales et deux demi-sépales, deux étami-

nes et en outre la moitié de la grande étamine et du staminode. Les ovaires superposés n'en font qu'un du type habituel.

*
* *

Trois plantes, qui, semées avec les précédentes en 1895, n'ont germé qu'en 1897, ont offert, dès la première année, des anomalies comparables à celles que nous venons de relater.

La première porte, le 5 juillet, un appendice grêle, velu, détaché à gauche de l'éperon et libre dès la base.

Un rameau du deuxième pied donne d'abord quatre fleurs d'apparence banale, mais à cinq étamines pollinifères ; la cinquième fleur, tout en restant numériquement normale, porte à droite de l'éperon antérieur un éperon, dont la longueur égale deux cinquièmes de celle du principal ; le palais est normal. La sixième fleur, ouverte le 20 juillet, a le palais entièrement pélorié ; elle porte seulement trois éperons en avant.

Le troisième pied donne, le 16 et le 21 juillet, deux pélories parfaites à cinq éperons retroussés (fig. 5). L'une de ces pélories est précédée de deux fleurs normales et suivie d'une fleur (fig. 42) dont les cinq étamines sont fertiles ; le pétale antérieur gauche est muni d'un éperon presque égal au principal ; le pétale suivant ne forme pas une languette dressée comme le postérieur droit qui constitue à lui seul la lèvre postérieure ; il est d'un type intermédiaire entre ce dernier et la lèvre antérieure dont il n'est pas séparé.

Sur un pied de la même série (nous n'avons pas noté lequel), nous avons trouvé, le 13 août 1897, une fleur plus compliquée (fig. 28). Elle naissait à la base d'un rameau, à l'aisselle d'une feuille particulièrement large ; les bractées-mères des trois fleurs suivantes étaient subverticillées. La fleur monstrueuse est accompagnée de deux bractéoles rapprochées du calice, divergeant entre elles de $\frac{2}{5}$ sur une spirale dextre ; celle de gauche présente la même divergence à l'égard de la feuille-mère. Deux éperons concrescents à la base sur une faible étendue sont superposés à la feuille axillante, sans sépale interposé. Les languettes terminant les pétales éperonnés sont

semblables et arrondies comme dans un pétale impair normal. Au reste la corolle offre l'aspect habituel. On croirait, à première vue, qu'il s'agit d'une simple fleur axillaire dont le pétale antérieur s'est bifurqué pour un motif inconnu. Le pistil, formé de deux carpelles médians, répond à cette interprétation. L'androcée présente six étamines pollinifères alternant avec les pétales ; seulement les deux de gauche ont leurs filets concrescents.

Le calice, comme les deux verticilles suivants, est formé de six pièces ; mais trois seulement d'entre elles sont conformées comme les sépales typiques. A droite des éperons se trouve un sépale légèrement bifide, Nous avons donc une pièce double dans le calice comme dans la corolle et l'androcée. Seulement la pièce double du calice porte déjà à sept le nombre des sépales, tandis que nous ne voyons pas la présence de plus de six étamines et de six pétales réunis en corolle bilabiée. La coïncidence des pièces bifurquées aux trois verticilles est fortuite et ne nous explique rien.

L'origine de toutes ces aberrations est révélée par la structure des deux dernières pièces du calice, qui ne sont qu'à moitié sépaloïdes. L'une d'elles, superposée à la bractée gauche, est verte sur la marge droite, jaune comme les pétales dans le reste de son étendue ; sa base porte une gibbosité représentant un éperon rudimentaire ; sa face interne est ornée de deux saillies velues ; son sommet se divise en deux languettes pétaloïdes. L'autre pièce, située à gauche de la première, forme une petite languette pétaloïde et ciliée en dedans vis-à-vis de la portion éperonnée de la pièce précédente, verte sur la marge opposée. Ces deux pièces sont les vestiges manifestes de la fleur axillaire de la bractée gauche ; elles en représentent trois pétales : le médian éperonné concrescent au latéral gauche et le postérieur droit. Le pétale latéral droit de cette fleur a été absorbé dans le tube de la fleur principale où il figure un pétale postérieur gauche. Les sépales voisins de l'éperon n'ont pas laissé de trace. La marge sépaloïde de la pièce superposée à la bractée appartient au sépale latéral gauche ; la marge sépaloïde de l'autre pièce représente la moitié du sépale postérieur de la fleur principale.

Celle-ci manque de pétale impair. Si nous rétablissons cette pièce et les deux sépales voisins, son périanthe est complet à gauche jusqu'au contact de la fleur axillaire de la bractée gauche. La moitié droite, réduite à un pétale latéral devenu éperonné et au sépale latéral, se continue avec les pièces provenant de la fleur axillaire de la bractée droite. Le sépale bifide appartient par moitié à chaque fleur contiguë. Le domaine de la fleur droite comprendrait alors : le pétale superposé à la bractée, à sa gauche un des chefs du sépale double, à sa droite un sépale et demi et un pétale. Les deux étamines latérales droites lui appartiennent, ainsi que la moitié de l'étamine postérieure qui dépend du sépale postérieur droit confondu avec la marge sépaloïde de la fleur gauche. L'étamine médiane antérieure appartient évidemment à la fleur antérieure, ainsi qu'une des moitiés de l'étamine à deux anthères, l'autre revenant à la fleur gauche. Les deux fleurs latérales n'ont pas participé à la formation du pistil.

Le diagramme théorique (fig. 27) montre la part apportée à la fleur gamogemmique par chacune des trois fleurs composantes. Les portions claires représentent les pièces conservées; les portions ombrées correspondent aux pièces supprimées par suite de la compression réciproque des bourgeons et du tassement qui a déterminé l'avortement de trois pièces antérieures de la fleur terminale et de trois sépales et demi de la fleur gauche, ainsi que le rejet de deux de ses pétales atrophiés en dehors du tube corollin.

Les indices de gamogemmie relevés dans diverses fleurs de *Linaria vulgaris* décrites précédemment deviennent faciles à interpréter par comparaison avec la dernière. Deux fleurs épanouies en 1897 sur les pieds germés en 1896 ont, comme celle-ci, trois bractées. Dans l'une (fig. 13, 36) les vestiges indépendants de la fleur axillaire de la bractée gauche sont représentés par le revers pétaloïde de la corolle tourné vers la bractée et par la portion verte de la pièce sépalo-pétalaire voisine. Dans l'autre (fig. 40) il ne reste rien en dehors des dix pièces occupant la position des sépales et des pétales d'une fleur simple. A tous autres égards la fleur est identique à la précédente avec ses trois grands éperons ; seulement il existe

un quatrième éperon plus petit superposé à la bractée gauche, au point même où se trouvait la languette unie à un pétale non éperonné dans l'autre fleur. Cette modification de pétale, de même que la fertilité de la cinquième étamine, peut être attribuée à l'influence de la fleur élémentaire absorbée par la principale.

Dans la fleur de la même récolte qui a deux bractées opposées, la collaboration égale de deux fleurs élémentaires est attestée par l'existence d'un plan de symétrie transversal qui est le plan d'union, par la pléiomérie du calice et de la corolle, sans compter l'étranglement du pédoncule et la présence même de deux bractées (fig. 39).

Au lieu d'être opposées, les bractées sont contiguës dans la fleur (fig. 26) du même semis, dont l'ovaire est quadriloculaire. Elle ressemble à la précédente par son pédoncule étranglé suivant le plan de symétrie qui passe entre les deux éperons juxtaposés et à égale distance des deux bractées, par sa corolle et son androcée hexamères. Les éperons sont ici à leur place normale, derrière chaque bractée.

Une fleur cueillie le 26 septembre 1894 (fig. 32) lui est presque identique extérieurement. Seulement la contraction des fleurs élémentaires est poussée plus loin. Les deux feuilles-mères se confondent en une bractée bifide ; le pédoncule est cylindrique sans trace d'étranglement ; les éperons, plus rapprochés, ne laissent plus de place au développement de la sixième étamine.

Les traces de la synanthie, déjà effacées dans le pédoncule et le pistil, amoindries dans les bractées concrescentes et dans l'androcée qui n'est plus aberrant que par la fertilité de la cinquième étamine, s'atténuent déjà dans la corolle où les deux éperons s'unissent à la base. Que la contraction fasse un pas de plus, et la fleur gamogemmique ne se distinguera plus de la fleur simple par le nombre de ses pièces constitutives.

Les derniers indices de gamogemmie dans les fleurs pentamères consistent, d'une part dans la fécondité de l'étamine postérieure substituée au staminode (fig. 47), d'autre part dans le métaschématisme substitué à l'orientation normale des pièces florales (fig. 30).

La fleur, qui ne diffère de la normale que par la cinquième étamine fertile (fig. 47), diffère de la dernière décrite (fig. 32), comme celle-ci diffère de l'avant-dernière (fig. 26). Les plans médians des fleurs élémentaires passant par les bractées et les éperons faisaient encore un angle de 72° dans celle-ci (fig. 26): l'angle était notablement diminué dans celle-là (fig. 32). Pour peu que la progression s'accentue, les deux plans se confondront avec le plan de symétrie commun, le sépale antérieur disparaîtra comme l'étamine l'a déjà fait; les deux bractées et les deux éperons se confondront. L'étamine postérieure demeurera comme unique témoin de la gamogemmie (fig. 47). Le *Linaria spuria* nous fournira des termes intermédiaires entre les deux derniers (fig. 100, 101).

Du même point de départ, nous arrivons aussi simplement à la fleur métaschématique. Supposons que les deux plans médians des deux bourgeons concrescents dans l'avant-dernière fleur (fig. 25) gardent leur écartement dans la moitié antérieure, mais convergent en arrière jusqu'au plan de symétrie (fig. 29), la suppression concomitante de deux demi-sépales et de deux demi-pétales en arrière réalisera le métaschéma (fig. 30).

Nous prévoyons une objection : les fleurs métaschématiques naissent à l'aisselle d'une bractée simple. Les exceptions sont rares. Nous en avons observé une chez le *Linaria spuria* (fig. 80). Une fleur à cinq éperons disposés comme les pétales des fleurs métaschématiques était insérée à l'aisselle d'une feuille bifide. Des fleurs semblables avaient une bractée simple ainsi que des fleurs hexamères à deux éperons antérieurs. Ces exemples montrent que, dans les bractées comme dans les pédoncules et les pistils, la disparition des traces de gamogemmie est plus rapide que dans l'androcée et surtout la corolle et le calice.

Nous avons de fortes présomptions en faveur de l'origine gamogemmique des fleurs à bractée simple associées aux fleurs plus compliquées qui ont une bractée double ou plusieurs bractées séparées, du moins quand elles manifestent des indices de renforcement dans le staminode transformé en étamine fonctionnelle, dans la pluralité des éperons et dans le déplacement apparent des enveloppes florales.

Quand les fleurs sont normales pour le nombre, la disposition

et le développement de leurs pièces, nous ne pouvons ni démontrer, ni réfuter leur origine gamogemmique. Cette origine peut être soupçonnée quand de telles fleurs sont entremêlées aux anomalies précédentes. Elle se trahit par l'apparition de superfétations qui n'arrivent pas à troubler la symétrie de la corolle et qui sont représentées dans neuf des fleurs décrites (fig. 15, 34) par une languette pétaloïde détachée soit à droite, soit à gauche de la racine de l'éperon, dans quatre (fig. 14, 37) par un rudiment d'éperon dans la même position. Leurs analogues ont été relevés dans les fleurs à plusieurs bractées où leur origine gamogemmique était hors de doute. La languette pétaloïde supplémentaire, au lieu d'être exclue de la corolle d'aspect normal ou de s'y intercaler comme un éperon insolite, peut être emprisonnée à l'intérieur du tube. Tel est le cas de la dernière fleur de la récolte du 26 septembre 1894 (fig. 18, 19, 33), où la gamogemmie se traduisait par une bractée pourvue de deux nervures rapprochées, par une légère déviation de l'éperon du côté opposé à la languette et par une suture verte de la corolle imputable à un sépale additionnel.

En résumé, les *Linaria vulgaris* d'Épinal avaient fourni en 1894 deux métaschémas, en 1895 sept pélories à cinq éperons, dont une à éperon médian postérieur, dix-sept métaschémas, vingt-quatre fleurs ne différant de la normale que par la fertilité de l'étamine postérieure et neuf fleurs à plusieurs éperons s'écartant des types précédents (quatre à pétale médian en arrière, cinq à pétale médian en avant).

Leur postérité présente seulement trois pélories franches, peu de métaschémas, des étamines postérieures fertiles qui représentent la seule anomalie de la première floraison et deviennent plus préquentes la seconde année, tandis qu'apparaissent les autres formes insolites. Les fleurs déviées dont la corolle n'a pas repris son équilibre dans une nouvelle symétrie sont au nombre de dix-huit, ce qui représente une proportion élevée.

Les fleurs aberrantes montrent des traces visibles de gamogemmie dans la pluralité, la bifidité ou la binervation des

bractées, dans les pétales supplémentaires intercalés dans le tube corollin, inclus, ou exclus, parfois dans le calice et l'androcée pléiomères, une fois dans l'ovaire à quatre loges.

Les formes les plus déréglées du *Linaria vulgaris* marquent les étapes de la fusion des bourgeons associés par la gamogemmie et les progrès de la contraction qui aboutit aux nouveaux états d'équilibre réalisés, d'une part dans les fleurs à cinq étamines fertiles, d'autre part dans les métaschémas zygomorphes, enfin dans les pélories actinomorphes.

II. — Linaria striata × genistifolia.

Nous relevons tous les passages de la synanthie explicite à la pélorie simple dans une plante développée au jardin botanique de Nancy, en 1893, sous l'étiquette de *Linaria genistifolia*. Quatre pieds avaient poussé côte à côte. L'un d'eux était un *Linaria genistifolia* authentique, à fleurs petites d'un coloris vif. Le pied monstrueux provenait de graines ressemées sur place d'un *L. genistifolia* qui avait dû être fécondé par le *Linaria striata*. L'étiquette voisine portait l'inscription *Linaria striato-vulgaris*, mais, cette année du moins, c'est un *Linaria striata* pur qui croissait sous son couvert. Nous avons donc affaire à un hybride *Linaria striata* × *genistifolia*. La plante est très rameuse ; les fleurs sont de moyenne taille, à corolle veinée de violet pourpre, à palais muni de poils internes lilas, à bourrelet jaune-soufre vif, sans teinte orangée.

Ce pied portait le 27 septembre 1893 quatre fleurs à deux bractées usurpant la position terminale d'un rameau. Le 10 octobre il en fournit une cinquième qui occupe le second rang dans l'ordre de complication décroissante.

La première (fig. 48) couronnait un ramuscule long de $11^{mm}5$, né à 4 millimètres du sommet d'une branche portant lui-même une fleur flétrie. Le ramuscule, nu jusqu'au voisinage de la fleur anormale, portait à sa partie supérieure deux bractées distantes d'un demi-millimètre à peine, la plus élevée touchant le calice. La bractée inférieure formait avec la feuille-mère du ramuscule un angle de divergence de deux cinquièmes suivant

une hélice dextre. La même divergence existait entre les deux bractées.

La corolle venait de tomber et laissait à découvert (fig. 49) deux pistils normaux dont chaque style s'inclinait vers la bractée correspondante. On eût pu croire qu'il s'agissait de deux fleurs indépendantes, axillaires des deux bractées, d'autant plus que les calices, tout en étant concrescents à la base, étaient séparés par un étranglement en deux groupes de quatre sépales, tous simples dans le groupe correspondant à la bractée inférieure, deux simples et deux bifides dans l'autre. Le dualisme n'apparaissait pas dans le pédoncule, car le rameau axillaire de la bractée inférieure était concrescent à l'axe et s'élevait même au-dessus du niveau de la bractée supérieure. En conséquence le réceptacle était incliné de haut en bas à partir de la bractée inférieure et le calice morphologiquement supérieur s'insérait plus bas que l'autre. Le calice commun n'avait qu'un plan de symétrie qui était le plan médian de la bractée inférieure passant entre les deux pièces bifides.

La corolle (fig. 50), encore fraîche, put être facilement remise en place, grâce à l'obliquité de son plan d'insertion répondant à celle du réceptacle. Elle n'offrait d'autre trace de dualité que la forme allongée du trou basilaire étranglé dans le plan transversal perpendiculaire au plan de symétrie du calice. Le tube unique ne présentait pas trace de soudure.

Les éperons, au nombre de neuf, étaient redressés, sauf deux, situés dans le plan transversal, qui descendaient obliquement entre les deux groupes de sépales, et qui étaient à demi invaginés comme un tentacule d'escargot ou un doigt de gant incomplètement retourné. Quatre étaient disposés symétriquement derrière la bractée inférieure ; les trois autres occupaient l'autre moitié ; l'un d'eux était coupé par le plan médian commun à tout le système.

La corolle avait donc la même symétrie que le calice, du moins en ce qui concerne les éperons.

Cette symétrie est troublée au niveau du palais, d'ailleurs semblable à celui d'une pélorie à neuf éperons, mais incliné vers la droite, la bractée inférieure étant placée en avant. L'obliquité du palais est à peu près transversale et non médiane

comme celle de la base. En d'autres termes, le palais s'incline vers la bissectrice des bractées, ce qui peut être considéré comme un indice de la participation de deux fleurs à la constitution de la corolle.

En dépit de cette double inclinaison de ses extrémités, le tube de la corolle est dressé dans le prolongement de l'axe du ramuscule, comme s'il s'agissait de la fleur terminale de ce ramuscule. Ce détail va prendre sa valeur par l'examen plus attentif du calice et de la corolle, qui nous révélera l'intervention d'une troisième fleur élémentaire ayant pour bractée la feuille-mère du ramuscule.

Le calice (fig. 51), avons-nous dit, renferme deux pièces bifides : l'une d'elles, étant superposée à la bractée supérieure, résulte évidemment de la concrescence des deux sépales qui devraient escorter l'éperon antérieur de cette fleur ; mais le rapprochement des sépales s'accompagne de l'avortement du pétale impair. La seconde pièce bifide est superposée à la feuille-mère du ramuscule et, comme la première dont elle est le pendant exact, représente la partie antérieure d'une fleur qui par sa position, se confond avec la fleur qui terminerait ce ramuscule s'il était réduit à un pédoncule.

D'autre part, les deux éperons placés derrière la bractée inférieure ne sont pas séparés par un sépale. Si nous considérons que l'éperon normal de cette fleur fait également défaut, nous voyons que, pour rendre aux pétales antérieurs leurs rapports habituels, il faudrait intercaler entre eux deux sépales et un pétale. Bien que les pièces du calice commun soient au nombre de dix, en comptant pour deux chaque sépale bifide, la disposition des pièces persistantes de la corolle nous montre qu'il entre au moins douze pétales dans le diagramme théorique de notre fleur ; deux fleurs élémentaires ne suffisent pas pour fournir ce nombre de pièces.

La constitution de la fleur qui nous occupe n'offre aucune difficulté si nous admettons qu'elle emprunte ses matériaux à trois fleurs élémentaires : aux deux fleurs axillaires des bractées placées au sommet du ramuscule et à la fleur qui termine le rameau axillaire de la feuille-mère.

La fleur qui a pris les devants, qui en tout cas domine tout

le système et lui impose sa symétrie, est la fleur axillaire de la bractéole inférieure. Elle lui a donné son pistil et ses enveloppes dans leur intégrité (sauf les trois pièces antérieures avortées), c'est-à-dire les quatres pétales restants devenus éperonnés, et ses trois sépales postérieurs : deux entre les éperons, le dernier représenté par deux demi-sépales soudés à des demi-sépales des fleurs conjointes, le calice s'étant fendu en arrière suivant le plan médian.

La seconde fleur axillaire de la bractéole supérieure fournit aussi son pistil intact. La moitié gauche de ses enveloppes florales se retrouve tout entière, sauf la moitié du pétale médian supprimé. A partir de la bractée supérieure, nous rencontrons en effet : un sépale représentée par la moitié de la pièce bifide superposée à la bractée, un éperon redressé, un second sépale, un éperon invaginé et le demi-sépale postérieur complétant le demi-sépale appartenant à la fleur précédente. A droite de la bractée nous avons quatre sépales et demi et trois éperons. Pour rétablir l'alternance normale des sépales et des pétales il faudrait ajouter un pétale et demi en regard des pièces bifides, ce qui porterait à quatre et demi, au lieu de deux et demi, le nombre des pièces qui composent la moitié du calice et la moitié de la corolle.

Nous mettons cet excédent sur le compte de la troisième fleur élémentaire terminant le ramuscule qui était primitivement un pédoncule. Cet excédent ne constitue pas toute la part de la fleur primitive absorbée dans la gamogemmie. Si nous considérons la parfaite symétrie des pièces fournies par les deux dernières fleurs par rapport au plan médian de la fleur dominante, nous admettrons que chacune en a fourni une moitié. Par conséquent les pièces semblables à la moitié gauche de la seconde fleur représentent intégralement la moitié droite des enveloppes florales de la troisième. L'éperon en apparence médian appartient par moitié à chaque fleur ; l'un des sépales bifides appartient tout entier à la deuxième, l'autre à la troisième.

Le pistil de la troisième fleur, trouvant la place occupée par celui de la seconde, ne s'est pas développé. L'androcée n'a pas été étudié. Il se comportait vraisemblablement comme

le calice auquel les étamines sont généralement superposées.

Le diagramme empirique (fig. 51) indique les plans apparents médian I*c* et transversal AB, les plans médians des trois fleurs : I, II, III et les limites des domaines de ces fleurs élémentaires : *a*, *b*, *c*.

Le diagramme théorique (fig. 52) a été construit en partant du diagramme empirique (fig. 53) de trois fleurs normales, sur lequel on a ombré les parties non représentées dans la fleur agrégée. La portion manquante de la fleur I est de 108°, correspondant à trois pièces du périanthe. Les deux bords du secteur absent se sont rapprochés. Une ouverture correspondante est reportée en arrière, le calice et la corolle étant ouverts au contact des fleurs II et III. Chacune de celles-ci est privée d'un secteur de 144°, soit 108° au contact des deux fleurs, augmentés de 36° par la supression du pétale médian et le rapprochement des deux sépales qui l'escortent.

Pour faire la construction, menons une médiane I*c*. Prenant pour centre un point *o* sur la partie inférieure de cette ligne, décrivons une circonférence correspondant à la fleur I. Deux rayons formant avec la médiane un angle de 54° délimiteront à la partie supérieure un secteur *aob* de 108°, correspondant à l'ouverture du périanthe. Ce qui reste du cercle sera divisé à partir de la médiane et de chaque côté en trois secteurs de 36° et un secteur de 18°. Chaque grand secteur contient un pétale ou un sépale ; chaque petit secteur contient une moitié du sépale postérieur.

Les fleurs II et III seront représentées par des cercles de même diamètre que le cercle *o*, privés l'un et l'autre d'un secteur de 144°. Étant donné que leurs ouvertures partent des bords de l'ouverture de la fleur I et se rejoignent d'autre part sur la ligne médiane, mesurons sur le cercle *o* un arc *aod* de 144°. La corde *ad* étant égale à l'ouverture des fleurs II et III, nous trouverons le point *c* de jonction de ces deux fleurs sur la médiane, en prenant *ad* pour rayon et en faisant tourner le compas dont une pointe est fixée, soit en *a*, soit en *b*, jusqu'à ce que l'autre pointe coupe la médiane. Il est facile de trouver les centres *o'*, *o''* situés au point d'intersection des arcs décrits avec le rayon égal à celui du cercle *o* en prenant pour centres,

d'une part *b* et *c* pour déterminer le centre *o'*, d'autre part *a* et *c* pour déterminer le centre *o''*.

Le cercle tracé autour du point *o'*, défalcation faite du secteur de 144° correspondant à l'ouverture du périanthe, se divise en cinq secteurs de 36° et deux secteurs de 18° avoisinant l'ouverture. Ceux-ci renferment un demi-sépale complétant le demi-sépale de la fleur I et un demi-pétale s'unissant sur la ligne médiane à un demi-pétale de la fleur III. Les grands secteurs renferment trois sépales et deux pétales. La fleur III est symétrique de la fleur II.

Le diagramme empirique (fig. 51) rappelle plutôt une ellipse ou une combinaison de deux cercles que la combinaison de trois cercles révélée par le diagramme théorique (fig. 52). Les deux cercles, se coupant suivant la ligne qui passe par les deux éperons invaginés, fournissent chacun à peu près autant de pièces : quatre sépales et quatre pétales dans le cercle antérieur; deux sépales simples, deux sépales doubles et trois pétales dans le cercle postérieur. L'accroissement intercalaire a supprimé les deux sillons latéraux et le sillon postérieur répondant à la jonction des trois fleurs composantes ; il a annexé à la fleur I deux demi-sépales empruntés aux fleurs II et III ainsi que la moitié de chaque pétale invaginé et amené la concrescence des sépales postérieurs en deux pièces bifides. Le retour du diagramme empirique s'effectue sans difficulté.

La fleur cueillie le 10 octobre 1893 sur le même pied que la précédente résulte également de la gamogemmie de trois pousses florales. A première vue, on pouvait soupçonner que deux fleurs élémentaires seulement entraient dans sa constitution, car la corolle se composait d'un tube assez régulièrement pélorié à huit éperons, dont se détachait en dehors une languette munie de deux petits éperons. On avait donc en tout dix pétales éperonnés et sept sépales. Deux bractées accompagnaient cette fleur (fig. 54).

Elle semblait terminer un rameau entre un verticille de trois fleurs insérées au même niveau. Le nœud précédent portait aussi trois fleurs alternant approximativement avec le verticille supérieur. Elle résulte de la fusion des pièces d'un dernier verticille ternaire.

Il existe seulement deux bractées dont la divergence égale 2/5. Les pièces comprises dans cet angle représentent deux demi-fleurs : une moitié complète appartenant à la deuxième fleur et une moitié appauvrie au niveau de la première bractée par la suppression du pétale médian, de deux paires de sépales, et par la sortie des pétales antéro-latéraux qui forment l'appendice à deux éperons extérieur au tube corollin.

On retrouve du côté opposé le pendant des pièces fournies par la fleur I. Si l'on admettait que la fleur II a donné de ce côté toute sa moitié droite, il resterait un excédent représenté par un éperon et deux demi-sépales. Le pétale éperonné diverge de 2/5 avec la seconde bractée. Les pièces supplémentaires appartiennent donc à une troisième fleur concrescente avec les deux autres. Nous pensons que, si la fleur II avait développé sans entrave ses cinq sépales et ses cinq pétales, elle serait restée indépendante. Nous concluons que la fleur III a formé du côté de la fleur II, non seulement un demi-pétale et un demi-sépale comme du côté de la fleur I, mais un demi-pétale, un sépale, un pétale et un demi-sépale complétant un demi-sépale de la fleur II à laquelle manque un pétale entre deux demi-sépales.

Les données précédentes et leur interprétation sont inscrites graphiquement dans le diagramme empirique (fig. 54) et le diagramme théorique (fig. 55, 56).

Les fleurs suivantes proviennent, comme la première, de la récolte du 27 septembre 1893.

La troisième avait l'apparence d'une pélorie terminale à cinq éperons. Mais elle était accompagnée de deux bractées, dont la première était le dixième appendice d'un rameau dont les feuilles étaient disposées sur une hélice dextre et divergeaient régulièrement de 2/5, dont la seconde occupait le rang suivant sur la spirale génératrice. Un éperon était superposé à chaque bractée ; mais l'éperon correspondant à la seconde avait sa pointe déviée à droite. De la racine de l'éperon se détache en dehors et vers la gauche une languette étroite terminée par un bourrelet orangé, velu comme le palais d'un pétale éperonné. Deux pointes vertes font saillie en dehors sous le palais de l'appendice. Cette pièce singulière, dans

laquelle on reconnaît les vestiges d'un pétale et de deux sépales, est le seul résidu extérieurement distinct de la fleur supérieure, dont les autres matériaux sont absorbés dans la pélorie sans apporter de modifications dans le nombre de ses pièces périanthiques (cinq sépales et cinq pétales) et sans apporter d'autre perturbation dans sa structure que le développement régulier des pétales sur le type antérieur éperonné (fig. 57).

La quatrième fleur n'a que cinq pétales éperonnés avec gorge péloriée et cinq pièces au calice. On y retrouve néanmoins les traces de deux fleurs composantes (fig. 58).

Elle termine un rameau de la même branche que la troisième. Comme cette dernière, elle est précédée de plusieurs appendices suivant une hélice dextre en divergence de 2/5. Les quatre premières feuilles sont stériles; les trois suivantes portent à leur aisselle des pédoncules de fleurs normales ; la seconde est épanouie; la troisième va s'ouvrir; le bouton de la première est encore jeune. La fleur anormale est accompagnée de deux bractées correspondant à la huitième et à la neuvième feuille et présentant la même divergence que les précédentes.

Les pièces florales superposées aux bractées sont des sépales. Le pétale normalement éperonné dont elles tiennent la place a donc été éliminé. Les sépales superposés aux bractées résultent par conséquent de l'union de deux pièces. La concrescence est complète au niveau de la huitième feuille ou première bractée; elle est imparfaite au niveau de la seconde bractée, car le sépale est bifide. La dualité de la pélorie a laissé un dernier vestige apparent dans le sépale bifide comme dans la position paradoxale des pièces du périanthe où l'ordre des pétales et des sépales est interverti comme dans les fleurs métaschématiques. Chaque fleur élémentaire en a fourni une moitié dont la seconde ne diffère de la première que par la bifidité d'un sépale.

La cinquième fleur (fig. 59) ressemble à la quatrième en ce qu'elle a cinq pétales éperonnés et cinq sépales dont un bifide. Elle est de même située au sommet d'un rameau et précédée de onze feuilles dont les dernières portent à leur aisselle un pédoncule. La troisième fleur, seule épanouie, est normale ; les

boutons qui vont en décroissant au-dessous comme au-dessus d'elle paraissent normaux. La fleur anormale est insérée à un quart de millimètre du onzième appendice et son pédoncule est légèrement concrescent à celui du dernier bouton.

Une seule bractée s'est développée (fig. 60) ; elle diverge de 2/5 avec celle de la fleur précédente sur une spirale génératrice qui est sénestre dans ce rameau. Le sépale bifide superposé à la bractée révèle l'éviction du pétale normalement impair. La fleur en apparence pentamère s'est donc édifiée aux dépens de rudiments qui comportaient au moins un pétale et un sépale de plus qu'une fleur ordinaire. La corolle développée n'est pas régulière ; elle n'a pas de pétale opposé au sépale double. Le cinquième éperon est superposé au sépale postérieur gauche et détaché de la base de l'éperon voisin. Cet éperon aberrant, divergeant de 2/5 à gauche de la bractée, occupe la place du pétale médian d'une fleur qui occuperait dans la série le rang immédiatement supérieur à celui de la fleur axillaire de la bractée. L'existence d'une seconde fleur composante était attestée par la présence d'un sépale bifide avec quatre sépales simples ; sa position est déterminée par l'éperon accessoire ; elle répond aux exigences de la phyllotaxie. A la seconde fleur appartient également le sépale superposé à l'éperon aberrant. Nous y voyons le produit de soudure des deux moitiés externes des sépales antérieurs, les moitiés internes étant éliminées. Nous lui attribuons en outre les deux démi-sépales suivants, le pétale d'où se détache le pétale impair ; son pendant est supprimé et les deux sépales qui devaient l'escorter sont un peu plus rapprochés que les autres. La figure 60 indique les rapports du diagramme empirique de la cinquième fleur au diagramme de ses composantes où l'on a ombré les portions avortées.

Pour être complet, mentionnons une sixième fleur de la récolte du 27 septembre 1893 comme quatre des précédentes, qui se rattache aux pélories par la présence d'un éperon incliné vers le bas à chaque pétale. C'est une fleur axillaire située à la base d'un rameau (fig. 61) : la contraction y est poussée à tel point qu'il reste seulement quatre sépales, dont deux plus rapprochés à gauche et trois pétales éperonnés dont un antérieur.

Chaque pétale se termine par une languette dressée comme un pétale de Colchique ; le bourrelet correspondant au palais est indiqué par une simple fossette peu profonde.

III. — LINARIA SPURIA

Aucune espèce n'est plus sujette à la pélorie que la Linaire bâtarde. Thiébaut de Berneaud (1) en faisait la remarque en 1836. M. Penzig a dressé une longue liste des auteurs qui ont mentionné la pélorie du *Linaria spuria* depuis Merck (1774). Il est inutile d'allonger cette énumération forcément incomplète.

A part les pieds nains uniflores dont nous indiquerons bientôt l'origine, les Linaires bâtardes présentent des fleurs zygomorphes associées aux fleurs péloriées. Nous ne connaissons pas dans cette espèce, comme dans la Linaire vulgaire, une pélorisation générale intéressant toute une inflorescence.

Si l'on considère, d'une part la fréquence des pieds affectés de pélorie, d'autre part le petit nombre de fleurs péloriées sur chacun d'eux, on songera moins à rapporter cette anomalie à une création de variété, d'espèce ou de genre, comme on a pu le faire au sujet du *Linaria vulgaris*, qu'à y voir un simple phénomène d'hétéromorphisme pour ainsi dire normal dans l'espèce.

La coexistence habituelle des fleurs normales et des fleurs péloriées est propice à la recherche des rapports morphologiques et génétiques des unes avec les autres, ou, d'une façon plus générale, à la découverte des causes de la pélorie.

Le problème s'est déjà posé ; mais on en a poursuivi la solution sans profiter des conditions favorables dont nous venons de parler. M. S. Buchet (2) invoque l'hérédité, parce qu'il a pu, plusieurs années de suite, observer à la même place une pélorie de *Linaria spuria*. Mais cette observation, que tout le monde peut répéter, n'indique pas pourquoi cette hérédité se

(1) Thiébaut de Berneaud. Article Linaire (*Dictionnaire de Guérin*, t. IV, p. 455, 1836).

(2) S. Buchet. A propos du *Capsella Viguieri Bl.* (*Bull. Soc. botan. de France*, t. CVIII, p. 379, 1911).

manifeste sur certaines fleurs et non sur les autres. Thiébaut de Berneaud incrimine les altérations que cette plante peut subir de la part de l'homme des champs ou de la dent des animaux domestiques qui la broutent jusqu'au collet de sa racine. Mais le rapport entre la pélorie et l'action du laboureur est bien vague et les morsures des animaux sont hors de cause dans les cas que j'ai relevés. Les tentatives de M. Vöchting pour provoquer l'apparition de pélories chez le *Linaria spuria* par des changements d'éclairement ont échoué.

Revenons à notre point de départ, et cherchons à tirer parti de la réunion des fleurs normales et des fleurs péloriées. M. Petry (1) a signalé, chez le *Linaria spuria*, diverses anomalies dont les connexions avec la pélorie ressortent de nos observations sur les espèces précédentes : la fertilité du staminode, la réduction de la lèvre postérieure à un pétale, peut-être en rapport avec le métaschématisme, l'augmentation du nombre des pièces de chaque verticille (corolle hexamère, lèvre postérieure trimère, lèvre antérieure à quatre pétales), la multiplicité des éperons dont le nombre s'élève jusqu'à six. Nous allons voir que, comme les fleurs normales, ces diverses aberrations sont fréquemment associées à la pélorie, se produisent avec elle dans les mêmes conditions, ce qui élargit le champ des comparaisons.

En dehors de la fertilité du staminode que nous n'avons pas recherchée dans cette espèce, les métaschémas sont les compagnons habituels des pélories, qui peuvent elles-mêmes être métaschématiques. On trouve, en même temps, des hémipélories, des fleurs plus ou moins déréglées pour le nombre et la position des éperons, des fleurs unilabiées, des corolles polymères, etc.

Tous ces types floraux abondent à la suite de la moisson et c'est dans les champs récemment fauchés qu'on se trouve dans les meilleures conditions pour les soumettre en peu de temps à un examen comparatif. N'allons pas en conclure que l'intervention de l'agriculteur exerce une action directe sur la production des pélories et des anomalies connexes. Nous ne rele-

(1) Petry (*Deutsche Bot. Monatsschr.* t. X, p. 44-49, 1892), cité par Penzig.

vons aucun traumatisme spécial sur les plantes péloriées et, pour qu'il ne subsiste aucun doute, nous rechercherons, après avoir décrit les anomalies consécutives à la moisson, celles qui existent avant la récolte.

1. — Anomalies consécutives à la moisson.

La moisson favorise incontestablement l'apparition des pélories, car les fleurs à cinq éperons se rencontrent à peu près constamment de dix à quinze jours après la récolte dans les champs de Blé, de Seigle, d'Avoine, de Luzerne et de Colza.

Notons bien ce point : la coupe des céréales et des plantes fourragères n'agit pas directement sur les Linaires, qui restent au-dessous du couteau de la moissonneuse ; les pieds à fleurs anormales ne présentent pas trace de traumatisme. L'action est indirecte et comparable à celle des coupes de bois, qui sont suivies à brève échéance de l'apparition de nombreuses Violettes, notamment de *Viola alba*, à multiples éperons, ainsi que je l'ai signalé jadis (1).

Les Linaires mises à nu sont soumises à de nouvelles conditions d'éclairement ; mais, à l'inverse du cas signalé par Peyritsch pour les Labiées et par Vöchting pour le *Linaria vulgaris*, c'est ici l'insolation intense qui succède à la situation ombragée. L'action de la lumière ne fournit donc pas plus une explication directe de la production de la pélorie que l'action du traumatisme.

Les conditions de la nutrition sont changées pour les Linaires affranchies de la puissante concurrence des plantes cultivées qui leur disputaient les aliments, l'air et la lumière. Mais, en somme, elles se trouvent dans des conditions d'existence plus normales qu'auparavant ; elles se rapprochent à cet égard des Linaires qui abondent dans les jachères où la pélorie est rare.

Il est toutefois une considération qu'il ne faut pas négliger, Un *changement brusque*, quel qu'il soit, dans les conditions

(1) P. Vuillemin. Monstruosités provoquées par les variations du milieu extérieur chez le *Linaria vulgaris* et le *Viola alba* (*Bull. des séances de la Soc. des Sc. de Nancy*, 1893 n° 9; et *Bull. de la Soc. des Sc. de Nancy*, 2e sér. t. XII, 1894, p. 33-50).

d'existence, qu'il s'agisse de l'éclairage, de l'aération ou de l'alimentation, provoque un certain désarroi dans les habitudes de la plante, dérange les fonctions qui s'étaient mises au pas avec d'autres facteurs. Le changement en lui-même, au moment où il se produit, détermine un trouble, un *choc*, ébranlant l'équilibre physiologique, lors même qu'il doit lui permettre de se rétablir ultérieurement sur de meilleures bases. Nous concevons que des conséquences identiques soient l'effet immédiat de l'apport brusque ou de la soustraction de la lumière ou d'autres éléments du milieu. Ces perturbations violentes, dont l'effet est immédiat, se manifesteront par des désordres et par les signes habituels de l'inanition ou de la pléthore. Quels sont ces signes ?

L'*hypotrophie* de la fleur se manifeste par une réduction du nombre des pièces, de leur taille, de leur différenciation. La Linaire offre trois sortes de pétales : les deux postérieurs réduits à des languettes dressées dénuées de toute complication. La stérilité de l'étamine qui les sépare, réduite à un staminode, indique également que la portion postérieure de la fleur est la moins nourrie, c'est la partie sacrifiée. Le pétale antérieur, avec son palais velu et sa base sécrétrice prolongée en éperon, est la partie privilégiée ; les deux pétales qui l'escortent présentent les mêmes caractères à un degré moindre. La disette se traduit par la disparition de l'éperon ou même du pétale médian tout entier. Dans ce dernier cas, un sépale médian résulte de la contraction des deux sépales antérieurs. La lèvre antérieure, formée de deux pièces bossues à la base, rappelle l'apparence des *Antirrhinum*. Cette anomalie est sans rapport avec la pélorie.

La pélorie serait plus logiquement rattachée à l'*hypertrophie*, puisque tous les pétales prennent l'organisation supérieure du pétale éperonné dont l'activité sécrétrice dénote une abondante nutrition. Toutes les pélories que nous avons observées se rattachent en effet à la pélorie éperonnée (fig. 62-64). Même dans les cas rares où les éperons faisaient totalement défaut, le palais présentait les bourrelets velus et la languette arrondie du pétale antérieur, jamais la structure simplifiée du pétale postérieur (fig. 65).

Mais les pélories dont nous nous occupons sont accompagnées de fleurs métaschématiques (fig. 66). Une simple hypertrophie ne nous rend aucun compte de cette association, en admettant qu'elle suffise pour expliquer la pélorie.

Le pur raisonnement ne nous fournit que des explications fragiles et contradictoires. Il ne suggère pas d'expériences concluantes. Examinons de plus près les plantes munies de pélories et voyons en quoi elles diffèrent des plantes normales.

La plupart des Flores indiquent, chez le *Linaria spuria*, des tiges couchées, des feuilles alternes et des fleurs axillaires, c'est-à-dire les dispositions considérées comme les plus défavorables à la production des pélories. Mais ces descriptions négligent un détail qui a son importance. Les feuilles qui suivent les cotylédons sont en général opposées et portent à leur aisselle des bourgeons dormants, tandis que les bourgeons suivants s'allongent en pédoncule en direction basifuge.

A la suite de la moisson, on observe le développement rapide d'un grand nombre de jeunes pieds de *Linaria spuria* et le réveil des bourgeons dormants de la base des pieds antérieurement développés. La plupart des jeunes pieds restent nains, verticaux ; ils ont des feuilles opposées avec ou sans pédoncule axillaire, et une fleur terminale. Les rameaux proventifs développés à la base des pieds plus avancés sont souvent réduits à un axe grêle, redressé, terminé par une fleur après avoir émis quelques paires de petites feuilles ; ils ressemblent en somme à l'axe primaire des pieds nains. Dans les deux cas, le réveil de la végétation aboutit à la production rapide de fleurs définissant l'axe. Il arrive aussi que les rameaux proventifs se réduisent à un pédoncule terminé par une fleur d'ordinaire zygomorphe ou s'épuisent sans fleurir.

Les plantes naines dont l'axe primaire est défini ont germé longtemps avant la moisson et sont restées chétives. Le jour même de la coupe, le champ apparaît couvert de Linaires grêles sans fleurs ou munies de rares fleurs normales. Dès qu'elles sont dégagées, ces plantes fleurissent vite sans végéter vigoureusement. Un champ d'Avoine avait été fauché le 22 août 1907. Le 25 et le 27, on n'y trouva ni fleur terminale ni pélorie ; mais, à cette dernière date, on y voyait quantité

de petits pieds dressés, serrés comme un semis. Le 1er septembre on récolte la première fleur terminale, péloriée à cinq éperons ; le 6 ou en rencontre cinq, et le 11 une inspection rapide montre qu'elles sont fréquentes. Dans un champ de Blé fauché la même année le 12 août, on récolte le 27 août trois pieds nains terminés par une pélorie ; deux fleurs ont chacune cinq éperons, l'autre en a six.

Les pieds nains et les rameaux proventifs qui fleurissent aussitôt après la moisson fournissent un nombre inusité de pélories associées à d'autres monstruosités en apparence très différentes. La coexistence de ces diverses anomalies dans des circonstances spéciales, mais surtout les formes intermédiaires qui les relient nous amèneront à les rattacher aux mêmes conditions originelles. Cette opinion n'est pas généralement admise. M. Jost insiste sur la brusque apparition des pélories et la rareté des formes de passage entre la fleur normale et la pélorie. Cette rareté est relative ; elle ne peut être invoquée dans le cas qui nous occupe.

Dans les champs d'Avoine et de Blé dont il vient d'être question, les pélories à 5 éperons, plus rarement à 4 et 6 éperons, exceptionnellement sans éperon, surgissent en même temps que les fleurs d'apparence terminale. On peut même dire que la fleur qui définit l'axe ou un rameau est presque toujours péloriée. Si l'on s'en tenait à l'examen de ces fleurs, on serait tenté de souscrire sans réserve à l'opinion de Jost. Si l'on examine les fleurs latérales des mêmes tiges, les pélories y sont rares. Par contre, les fleurs à 2 éperons, répondant à la définition donné par M. Penzig des fleurs métaschématiques, présentent dans la position latérale la même fréquence que les pélories dans la position terminale. On trouve en outre quelques fleurs, tant terminales que latérales, munies d'éperons multiples sans être parfaitement régulières, ainsi que des fleurs fendues en arrière et unilabiées, qui établissent une transition entre les pélories et les fleurs métaschématiques.

Quelques chiffres préciseront les idées. Je les emprunte aux Linaires observées dans un champ de Colza récemment fauché, exploré à diverses reprises du 14 au 22 août 1906. Le nombre des pieds de *Linaria spuria* étant considérable, je me suis borné

à faire le relevé des fleurs aberrantes, soit par leur position d'apparence terminale, soit par le nombre des éperons.

26 fleurs définissent l'axe primaire chétif, 29 définissent des rameaux naissant des nœuds inférieurs. L'un de ceux-ci appartient à une plante à tige principale également définie ; 5 plantes ont une fleur terminale sur deux rameaux opposés ; 18 n'ont qu'un rameau défini. Au total, nous avons 55 fleurs terminales appartenant à 50 plantes mignonnes.

Le nombre des pélories est de 54 et toutes, sauf une seule, sont terminales. Les fleurs non régulières, au nombre de 2 seulement, terminent, l'une l'axe primaire (fig. 68), l'autre un rameau (fig. 70). Des 53 pélories terminales, 50 ont 5 éperons, 3 en ont 4 ; ces dernières terminent la tige principale. L'unique pélorie axillaire est aussi tétramère. Son pédoncule est opposé à un petit rameau feuillé terminé par une pélorie pentamère. Cette coïncidence pourrait suggérer l'idée que la pélorie, comme le nombre réduit des pièces florales, dénote l'atrophie du rameau terminé par cette fleur, que celle-ci n'est pas réellement axillaire. Mais il serait imprudent d'arrêter une opinion sur un cas isolé. Il est moins facile qu'on ne le croit de décider si une fleur est axillaire ou si elle termine une tige née à l'aisselle d'une feuille. Un examen attentif laisse discerner des rudiments de feuille sur le trajet d'une tige qui, à première vue, serait prise pour un pédoncule et nous pouvons nous demander si l'absence apparente de feuille ne résulte pas parfois d'une réduction excessive.

De nombreuses observations, dont nous rapporterons quelques exemples au cours de cette étude, démontrent que la pélorie est souvent latérale chez le *Linaria spuria* comme chez le *Linaria vulgaris*. C'est même sa localisation habituelle dans les pieds robustes où les fleurs péloriées sont intercalées aux fleurs ordinaires. Même dans les plantes naines fleurissant à la suite de la moisson, les pélories latérales ne sont pas aussi exceptionnelles que semblait l'indiquer la récolte du 14 au 22 août 1906. Nous en avons trouvé six dans un seul champ le 6 septembre 1907.

Si l'exemple choisi ne nous renseigne pas sur la fréquence ni même sur l'existence des pélories dans la position latérale,

il est du moins très favorable à l'idée que, dans les fleurs qui terminent l'axe ou les rameaux du *Linaria spuria*, la pélorie est habituelle et représente même le seul état d'équilibre réalisé. En effet les deux fleurs qui font exception à la règle diffèrent des fleurs normales et, sans être régulières, rappellent les pélories par la multiplicité des éperons (fig. 68, 70).

Gardons-nous d'invoquer la pélorie des fleurs terminales comme preuve à l'appui de la théorie qui attribue cette anomalie à l'action de la pesanteur. Des 54 pélories récoltées dans cette observation, 26 seulement sont placées au sommet de l'axe primitivement vertical.

Sans parler de celle qui semble bien axillaire et qui présente en tout cas les rapports physiologiques des fleurs latérales, il en reste 27 qui terminent des rameaux originellement obliques et, lors même qu'on invoquerait pour eux un redressement précoce difficile à démontrer, cette explication tomberait en présence des 6 plantes pourvues de deux pélories terminant, une fois l'axe et un rameau, cinq fois deux rameaux opposés. Ces tiges terminées par des pélories faisant un angle entre elles ne peuvent être toutes deux verticales. Le géotropisme est donc impuissant à expliquer l'origine de la pélorie des fleurs terminales, *a fortiori*, la transmission héréditaire de la pélorie terminale aux fleurs latérales.

Dans les plantes naines observées du 14 au 22 août 1906, les fleurs métaschématiques sont aussi fréquentes dans la position latérale que les pélories le sont dans la position terminale. Nous en avons compté 41 ; c'est un minimum, car le nombre des fleurs latérales n'est pas limité comme celui des terminales et cette catégorie était vraisemblablement appelée à s'accroître. Elles sont pour la plupart situées sur les rameaux grêles issus des nœuds inférieurs. Nous avons précisé la position des 13 fleurs métaschématiques cueillies le 18 août : 4 dépendaient du premier nœud, 7 du second, 1 du troisième, 1 du huitième ; elles appartiennent aux rameaux particulièrement prédisposés à se terminer par une pélorie.

Une pélorie hexamère observée le 28 août 1907 dans un champ de Blé était précédée d'un métaschéma axillaire de la seule feuille isolée du pied.

Par suite de l'alternance des cultures, le champ de Colza dont nous nous occupons fut ensemencé d'Avoine. Il offrit l'année suivante autant de Linaires anormales, ce qui montre bien que les anomalies sont indépendantes de la plante cultivée. Nous avons mentionné plus haut l'abondance des pélories à la suite de la coupe de l'Avoine qui eut lieu le 22 août 1907. Le 1er septembre, la première pélorie était accompagnée de six métaschémas. Le 6 septembre nous en comptions dix-huit avec diverses fleurs irrégulières.

L'ensemble de ces récoltes amène à penser que les pélories et les fleurs métaschématiques sont produites par une même cause, bien qu'elles réalisent deux types différents de symétrie.

La fleur métaschématique pentamère est parfaitement zygomorphe ; son plan de symétrie est antéro-postérieur comme dans les fleurs normales. Les pièces florales présentent le nombre habituel ; mais elles sont disposées de telle sorte que le diagramme normal est retourné. Le pétale médian est en arrière et forme à lui seul la lèvre postérieure brun-violacé et dressée. La lèvre antérieure se compose de 4 pétales, dont 2 éperonnés contigus au plan médian. Les sépales alternent avec les pétales. Des 5 étamines, la médiane antérieure est la plus grosse, les deux latérales ne sont guère moindres, les deux postérieures, plus petites, sont généralement égales et fertiles, parfois l'une d'elles est réduite à un staminode.

Outre 54 pélories et 41 métaschémas, la récolte du 14 au 22 août 1906 comprend 4 corolles fendues en arrière sur le plan médian, réduites à la lèvre antérieure. Ces fleurs ont respectivement 2, 3, 4, 5 éperons. Les fleurs dont les éperons sont en nombre pair rappellent les fleurs métaschématiques : celle à 2 éperons (fig. 67) n'en diffère que par une fissure à la place de la lèvre monopétale, celle à 4 éperons a ses 4 pétales éperonnés et tournés en avant (fig. 68). L'une et l'autre ont 4 sépales orthogonaux. Les pièces florales ont le nombre et la disposition habituels dans la fleur à 3 éperons (fig, 69) ; ceux-ci prolongent les pétales antérieurs munis à la gorge de languettes arrondies comme le pétale éperonné des fleurs ordinaires ; les deux autres pétales bordent comme des revers de gilet la fissure pos-

térieure qui descend jusqu'à la base du tube. Dans la quatrième fleur (fig. 70), les 5 éperons sont tournés en avant, la gorge est presque régulière, mais pourvue en arrière d'une légère échancrure ; le sépale postérieur fait défaut ; les fleurs à 2 et à 3 éperons sont latérales, celles à 4 et à 5 éperons sont terminales ; ce sont les seules des 55 fleurs d'apparence terminale qui ne soient pas régulièrement péloriées ; il est bien difficile de ne pas rapprocher la première des 3 pélories à 4 éperons, la dernière des 50 pélories à 5 éperons. Elles ont d'autre part une parenté manifeste avec les deux fleurs latérales à corolle fissurée en arrière qui ont deux ou trois éperons.

En dehors de cette récolte, les fleurs unilabiées ont été observées assez fréquemment.

2. — Anomalies antérieures à la moisson.

Les observations précédentes concernent les champs moissonnés dans une même localité (1). Nous tenons à dire que la pélorie du *Linaria spuria* n'est limitée, ni à cette condition spéciale de culture, ni à une race locale. Nous avons simplement profité des ressources abondantes et de la facilité d'une observation quotidienne qui résultaient de notre séjour répété à proximité d'une ferme à l'époque des vacances. Les pélories du *Linaria spuria* offrent la même fréquence aux environs de Nancy. Je ne suis pas fixé sur leur abondance dans les champs incultes ; mais j'ai pu m'assurer qu'elles existent déjà avant la moisson ou dans des champs récoltés longtemps avant l'époque de la floraison. On les trouve notamment sur des pieds robustes ; mais alors elles sont moins faciles à trouver et surtout il est moins aisé de préciser leurs rapports avec les fleurs différentes. Je me bornerai à quelques exemples empruntés à des plantes récoltées le 24 août 1906 dans un champ de Seigle récemment fauché. La plante la plus robuste, dont l'axe principal atteignait $0^m,42$, était abondamment ramifiée et couverte de fleurs développées avant la moisson. Sur le nombre, on comptait 38 fleurs anormales, dont 6 pélories, 14 fleurs métaschématiques et 18 fleurs zygomorphes ou asymétriques à plusieurs éperons.

(1) Ferme de Saint-Fiacre, entre Toul et Vaucouleurs.

Les six pélories à 5 éperons sont nettement latérales. Dans ce volumineux exemplaire, 2 fleurs seulement semblent terminales au sommet de la première paire de branches. Elles sont fanées. La position terminale n'est donc point nécessaire à la pélorie, comme aurait pu le suggérer la série précédente d'observations. Les autres fleurs anormales dont le pétale médian est antérieur ont 2-3 éperons. Dans les corolles à 2 éperons, l'éperon principal est flanqué d'un petit éperon accessoire (4 fleurs) (fig. 71). Les éperons sont au nombre de 3 dans 5 fleurs ; dans l'une d'elles l'un des éperons latéraux est rudimentaire, dans une il est plus court que son pendant, dans trois les 3 pièces de la lèvre antérieure ont des éperons bien développés (fig. 72) ; dans l'une de ces dernières (fig. 73) le pétale postérieur gauche est réuni à la lèvre antérieure, abandonnant un seul pétale à la postérieure ; dans l'autre (fig. 74), les deux pétales postérieurs sans éperon sont annexés à la lèvre antérieure et séparés par une fissure profonde. Le calice de cette dernière fleur semble à première vue métaschématique avec un sépale en avant, deux en arrière ; mais le sépale latéral gauche est bifide, en sorte que le verticille entier est symétrique et formé de 6 pièces déviées faisant songer à une synanthie avec contraction inégale.

Neuf fleurs aberrantes ont, comme les quatorze fleurs franchement métaschématiques, des pétales pairs en avant. La première ne diffère du type que par l'absence d'éperon (fig. 75). Dans la seconde la commissure qui d'habitude sépare les deux lèvres n'existe qu'à gauche ; le pétale postérieur violacé et dressé est relié à droite à la lèvre antérieure par un lobe à moitié jaune (fig. 76). Quatre corolles sont symétriques avec 4 éperons à la lèvre antérieure. Deux d'entre elles ont le calice compliqué par l'addition d'une sixième dent : les 3 sépales antérieurs sont réguliers : la moitié postérieure du calice est représentée une fois par une pièce bifide (fig. 77), l'autre fois par une pièce trifide (fig. 78). La symétrie est effacée dans deux corolles par la réduction du nombre des éperons à 3, l'un des pétales latéraux en étant privé (fig. 79). Nous avons enfin une fleur métaschématique différant à peine des pélories, car elle a le palais régulier et 5 éperons dont le postérieur est seulement plus petit (fig. 80).

Les pélories, les fleurs métaschématiques et les formes intermédiaires sont réunies sur la même plante avant la moisson comme elles le sont dans les pieds chétifs ou les rameaux grêles dont la floraison est activée par l'enlèvement des plantes cultivées qui les ombrageaient. Leur répartition sur cette plante va nous montrer à quel point le mélange est intime.

La tige principale, longue de $0^m,42$, porte 56 feuilles visibles et poursuit sa croissance. Elle offre à considérer trois parties. La région inférieure a des feuilles opposées au nombre de six paires; la région suivante a 11 feuilles alternes portant comme les précédentes une branche à leur aisselle. Le bourgeon axillaire des 9 feuilles suivantes n'est pas développé. Des dernières feuilles naît un simple pédoncule, en sorte que le sommet de l'axe, sur une longueur de $0^m,12$, forme une grappe terminale. Les anomalies existent dans les trois régions : c'est-à-dire dans la région des branches opposées, dans la région des branches alternes et dans la grappe terminale. Dans chacune d'elles les fleurs sont épanouies sur un espace restreint et les anomalies se suivent de très près. Autant qu'on peut en juger d'après les boutons suffisamment avancés, ces trois étages d'anomalies sont séparés par des branches à fleurs normales.

A l'étage inférieur, les anomalies abondent à la troisième et à la quatrième paire de branches. Nous ne savons rien de la première paire, chétive et déjà flétrie; les boutons de la seconde paire, comme ceux des cinquième et sixième, paraissent normaux, sauf une seule fleur métaschématique vers le milieu d'une branche de la cinquième. Une branche de la troisième paire n'a que deux fleurs métaschématiques parmi des fleurs normales. Les trois autres branches de ces deux paires ont ensemble avec leurs ramifications 14 anomalies; deux d'entre elles ont une pélorie suivie de métaschémas et de corolles à orientation directe et à plusieurs éperons.

L'étage des branches alternes débute par une branche qui porte l'unique fleur unilabiée; la suivante est normale; puis viennent cinq branches consécutives portant 3, 3, 4, 2, 2 anomalies. Les quatre branches de dimension décroissante qui précèdent les bourgeons dormants n'en présentent plus. La dix-septième branche est particulièrement remarquable : les feuilles

sont alternes, sauf une paire initiale stérile. La fleur inférieure est normale ; la suivante, péloriée, naît à l'aisselle d'une feuille bifide (fig. 80) ; ce signe manifeste de gamophyllie permet de soupçonner la gamogemmie à l'origine du pédoncule. La troisième fleur est encore péloriée, mais la feuille simple. Les deux nœuds suivants ont des fleurs métaschématiques suivies d'une fleur normale.

La grappe terminale présente 7 anomalies consécutives suivies de 3 boutons normaux et d'autres très jeunes. L'inférieure des fleurs anormales est encore en bouton, elle est métaschématique. La suivante a la même orientation, mais 3 éperons ; puis viennent trois fleurs à pétale médian antérieur et éperons accessoires ; celle du milieu constitue une pélorie parfaite. L'avant-dernière est métaschématique et la dernière a un éperon antérieur flanqué d'un éperon plus petit.

Dans cette grappe terminale, comme dans les branches opposées ou isolées qui ont des pélories, cette anomalie est constamment accompagnée de fleurs métaschématiques. Il devient de plus en plus évident que la pélorie et le métaschéma relèvent d'un même déterminisme et que l'on doit rejeter comme cause de l'une de ces anomalies toute explication inapplicable à l'autre. C'est la condamnation des théories qui attribuent la pélorie, soit à des actions extérieures telles que la lumière, la pesanteur, s'exerçant également de tous les côtés du rudiment floral, soit à la répartition régulière des aliments.

Parmi les autres spécimens remarquables de la même récolte, citons les suivants :

Un axe de vigueur moyenne, haut de 0^{m}, 08 porte des fleurs normales. Le premier rameau n'a qu'un nœud apparent avec deux fleurs normales et se termine par une pélorie à cinq éperons. Le second porte au premier nœud une paire de fleurs : l'une métaschématique, l'autre péloriée sur le type cinq : le pétale impair, qui est postérieur comme dans le métaschéma, est seul privé d'éperon ; le palais n'en est pas moins pélorié. Le premier nœud du troisième rameau présente une pélorie parfaite et une fleur à six pétales dont un seul forme la lèvre postérieure, tandis que les trois médians de la lèvre antérieure sont éperonnés (fig. 81).

Une autre plante présente, outre une pélorie terminale, un métaschéma et un nœud muni de deux feuilles opposées dont l'une est bifide. Tandis que la fleur axillaire de la feuille simple est normale, la fleur accompagnée d'une bractée double est péloriée; elle est seulement un peu tordue et deux des cinq éperons sont mal formés.

Sur une plante robuste de $0^m,26$, les branches supérieures ont plusieurs métaschémas et une fleur, d'ailleurs normale, à large éperon bifide. A 15 millimètres de la base part un rameau assez grêle qui est le siège d'une fascie avec torsion par étreinte. Au niveau de la torsion, un nœud porte quatre feuilles dont trois sont concrescentes en un limbe trifide. La pièce simple axille une fleur normale; de l'aisselle de la feuille triple partent deux pélories à éperons relevés. Le nœud suivant n'a qu'un limbe bifide. Le pédoncule qui en part reste uni à la tige sur l'étendue d'un entre-nœud, puis se termine en une pélorie à 9 sépales et 9 pétales éperonnés résultant manifestement de l'association d'une paire de pélories semblables aux précédentes.

A côté de ces remarquables associations du métaschéma et de la pélorie, nous mentionnerons dans la même cueillette un petit pied dont les rameaux inférieurs opposés portaient: l'un deux fleurs opposées, la première métaschématique, la seconde péloriée au palais et à trois éperons (fig. 82); l'autre deux fleurs partant également du premier nœud, comprenant, outre un métaschéma, une fleur à quatre éperons, dont le tube courbé à la base est terminé en pélorie.

Parmi les anomalies isolées, nous ne reviendrons pas sur les formes déjà décrites en société. Citons seulement une paire de pélories opposées au troisième nœud de l'axe, le premier où les rameaux semblent réduits au pédoncule. La paire suivante de fleurs est normale. Indiquons encore une fleur de forme normale dont la corolle a tous ses lobes brun-violacé, une fleur (fig. 83, 84) dont le calice pentamère a le sépale médian en avant et dont la corolle possède une lèvre antérieure formée de cinq pièces dont trois munies d'éperons, une lèvre postérieure bipétale doublée de deux languettes pétaloïdes substituées au staminode.

Reste une fleur d'apparence terminale (fig. 85, 86) à palais

pélorié sur le type 6, munie seulement de quatre éperons contigus. Elle rappelle une fleur de *Linaria vulgaris* terminant un rameau bibractéolé, décrite plus haut. Il semble que le pédoncule naît entre les feuilles de la dernière paire d'un petit rameau et se renfle suivant la règle à une faible distance de la fleur. Mais au niveau de ce renflement et dans le plan perpendiculaire au plan de symétrie des feuilles précédentes, on distingue dans la concavité une pièce verte semblable aux sépales ; c'est une bractéole ; le pétale superposé n'est pas éperonné ; les deux sépales voisins sont plus rapprochés que les autres et se recouvrent. Il s'agit d'un cas de gamogemmie à rapprocher de ceux du *Linaria vulgaris* et du *Linaria striata* × *genistifolia*.

3. — Pélories métaschématiques.

L'association des fleurs péloriées et des fleurs métaschématiques est habituelle ; nous en avons la preuve dans le mélange de ces deux types de symétrie sur les pieds nains qui fleurissent après la moisson comme dans leur association et leur répartition sur les pieds vigoureux des champs non fauchés.

Les deux anomalies sont souvent combinées dans la même fleur. Dans les pélories latérales à 5 éperons il arrive (fig. 87) que le sépale médian est en avant, superposé à la feuille-mère, le pétale médian en arrière, du côté de la tige. Si cette disposition était constante, on pourrait croire que le métaschéma est un acheminement vers la pélorie. Mais elle ne l'est pas ; les pélories ont souvent un éperon antérieur médian comme les fleurs normales. Le métaschématisme et la pélorie ne représentent pas deux degrés d'une même aberration. Ce sont des conséquences éloignées d'une déviation initiale commune engageant la fleur dans deux directions divergentes, aboutissant l'une au métaschématisme, l'autre à la pélorie. Les deux processus se combinent parfois et convergent vers la pélorie métaschématique.

On peut observer des indices tangibles de gamogemmie dans les pélories métaschématiques, par exemple dans la fleur axillaire d'une bractée bifide signalée plus haut (fig. 80).

4. — Hémipélories.

M. Penzig donne le nom d'hémipélories à des fleurs terminales de Labiées qui sont symétriques par rapport à deux plans rectangulaires sans être actinomorphes. La corolle est formée de 4 pétales de deux sortes : les pièces opposées sont semblables tandis que les pièces contiguës ne le sont pas. Les fleurs diplosymétriques nommées hémipélories par M. Penzig ont été signalées par Delafons de Melicoq (1846) chez le *Galeopsis Ladanum*, par C. Schimper (1857), chez le *Salvia pratensis* L., par Peyritsch (1872) chez le *Salvia Pitcheri* Torr.

Une disposition semblable existe normalement chez les Crucifères. Elle est plus apparente chez les Fumariacées du genre *Dielytra* et se montre accidentellement dans les genres voisins *Fumaria*, *Sarcocapnos*, *Corydalis*, soit par défaut de l'unique éperon, soit, dans ce dernier genre, par la présence d'un second éperon opposé au premier, ce qui identifie le diagramme avec celui des *Dielytra*.

L'hémipélorie des Fumariacées s'explique par le développement d'un éperon à un pétale qui en est habituellement privé ou par le non-développement de l'unique éperon, en un mot par une simple modification des pièces qui existent normalement.

Celle des Labiées résulte d'une synanthie, autant qu'on peut en juger par la comparaison de cette famille avec la famille voisine de Scrofulariacées.

Cette interprétation est déjà admise par E. von Freyhold (1) (1876) pour le *Linaria maroccana* Hook. (fig. 88). Le pédoncule de la fleur anormale naît entre 3 feuilles dont deux opposées et une insérée perpendiculairement à cette paire. Von Freyhold considère la feuille isolée comme l'extrémité même de l'axe, comprimé latéralement. Nous pensons plutôt que c'est la feuille axillante d'un rameau qui s'épuise en émettant à sa base même deux feuilles opposées dont les bourgeons axillaires sont concrescents et donnent une synanthie. La fleur physiologiquement terminale résulte de la fusion de deux bourgeons

(1) *Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg*, 24 nov. 1876. La figure 88 est un diagramme construit d'après les données de v. Freyhold.

latéraux, sur le plan médian. Une telle origine se révèle par une double rainure qui sillonne le pédoncule et par la forme de la fleur qui présente deux lèvres opposées du type de la lèvre inférieure et deux autres alternant avec les précédentes, du type de la lèvre supérieure; les 2 pistils sont distincts ; les 10 sépales sont étalés en un seul calice, et des 10 étamines, deux sont réduites à des staminodes superposés à un sépale et alternes avec les deux lobes corollins du type de la lèvre postérieure comme dans les fleurs normales. L'auteur admet avec raison que les parties provenant de chaque fleur composante sont séparées par le plan qui isole les deux pistils, qui sépare les deux moitiés de chaque lèvre du type postérieur, qui coupe en deux les staminodes et les sépales superposés.

Le *Linaria spuria* nous a offert une hémipélorie synanthique dans des conditions identiques à celles que von Freyhold signale chez le *Linaria maroccana*, c'est-à-dire par la fusion congénitale de deux bourgeons opposés déterminant l'axe floral.

Le 6 septembre 1907, dans un champ d'Avoine fauché le 22 août, je récolte une plante dressée dont l'axe principal porte déjà 4 paires de feuilles au-dessus des cotylédons. Du premier nœud part un pédoncule terminé par un bouton à 4 sépales et, en face, un petit rameau où l'on distingue un entre-nœud bien apparent, puis un nœud dont les feuilles opposées sont dans le plan perpendiculaire à celui de la feuille axillante. Entre ces feuilles opposées s'élève, dans le prolongement de l'entre-nœud inférieur, un pédoncule surmonté d'une hémipélorie (fig. 90). Celle-ci diffère de celle du *Linaria maroccana* par une réduction du nombre des pièces du calice et de la corolle (les pièces supprimées sont ombrées, dans la fig. 89). Les étamines et le pistil n'ont pas été étudiés. Les sépales sont au nombre de 4, une paire superposée à chaque feuille. La corolle se compose de deux lèvres du type antérieur ; les deux éperons sont opposés, mais placés dans le plan perpendiculaire à celui des deux feuilles. Le plan d'union des deux fleurs coupe donc les deux éperons. La contraction de la synanthie s'accompagne de l'avortement des deux pétales normalement éperonnés. Les éperons de l'hémipélorie du *Linaria spuria*, contrairement à ceux du *Linaria*

décrit par von Freyhold, sont formés par la concrescence de rudiments qui, dans les conditions normales, auraient donné des pétales dressés du type de la lèvre postérieure.

Nous admettons donc que les éperons normaux font défaut et que les deux éperons présents appartiennent à des pétales non éperonnés dans les fleurs ordinaires. Nous ne voyons pas d'autre interprétation possible. L'existence de deux fleurs composantes est indiquée par la présence de deux bractées qui déterminent le plan antéro-postérieur commun. Si l'on voulait admettre que le plan antéro-postérieur des fleurs passe comme de coutume par l'éperon, il faudrait supposer que ces fleurs appartiennent à un nœud dépourvu de feuilles, tandis que les feuilles bractéiformes n'auraient pas de bourgeon à leur aisselle. Nous écartons cette hypothèse compliquée, parce qu'elle ne repose sur aucun fait. Mais alors il faut admettre que la formation de l'éperon est indépendante de la position anatomique du pétale auquel il appartient. Il en est réellement ainsi. L'éperon représente, non pas une pièce nouvelle, mais un prolongement sécréteur du pétale vers les points où son expansion ne rencontre pas d'obstacle. Normalement, c'est en avant que le développement de la corolle est le plus précoce et le moins gêné ; dans les pélories la corolle s'introduit avec une égale aisance entre tous les sépales ; dans l'hémipélorie qui nous occupe, la double fleur sessile, contractée, se trouve comprimée sur les deux faces superposées aux bractées ; elle rencontre des espaces libres de chaque côté dans le plan perpendiculaire.

TROISIÈME PARTIE

GAMOGEMMIE ET PÉLORIE

I. — ORIGINE GAMOGEMMIQUE DES ANOMALIES DES LINARIA

La déviation initiale qui aboutit à la production des pélories, des fleurs métaschématiques, des corolles fendues en arrière

et des formes plus déréglées qui les accompagnent porte certainement sur la structure intime, sur l'organisation des rudiments floraux, quelle que puisse être la part des influences extérieures dans la réalisation des conditions qui lui permettent de se traduire par des caractères visibles.

L'observation est impuissante à analyser les caractères intimes de l'organisation. Nous n'en jugeons que par leurs effets tangibles. En éliminant les propriétés qui ne peuvent expliquer à la fois la pélorie, le métaschématisme et les formes connexes, nous avons été conduit à admettre que toutes ces déviations ont pour cause commune la gamogemmie ou association intime de deux ou plusieurs rudiments floraux. Les indices de ce phénomène initial sont effacés dans les fleurs métaschématiques ou péloriques, dont la structure est aussi bien équilibrée, dont la symétrie est aussi parfaite que dans les fleurs ordinaires, et qui ne constituent des anomalies que par leur rareté relative. Elles sont insolites plutôt que monstrueuses.

Ces formes tranchées éveillent l'idée de discontinuité, de spécificité, de formes tératologiques opposées à la forme normale. Tant que nous limitons nos comparaisons aux formes équilibrées, nous n'apercevons aucun passage de l'une à l'autre.

Les formes déréglées, généralement dédaignées des systématiciens et des tératologistes comme exceptions négligeables, comme aberrations soustraites à toute loi, jalonnent le chemin qui conduit du type habituel aux nouveaux états d'équilibre qui en sont des déviations, à la condition que nous y découvrions les caractères mixtes ou intermédiaires qui se séparent ou s'effacent dans les termes extrêmes.

Si nous observons les plantes avec quelque attention, nous nous apercevons bien vite que l'uniformité désignée par l'expression d'état normal est approximative. Il n'existe pas deux individus identiques. L'apparente fixité sur laquelle repose la notion d'espèce et tout l'échafaudage de la systématique est l'expression d'un équilibre sans cesse ébranlé, sans cesse renaissant. Si les oscillations incessantes qui sont l'essence de la vie sont trop amples pour permettre à l'équilibre de se rétablir dans sa forme coutumière, les caractères les plus stables présentent ces variations désordonnées que les horticulteurs dési-

gnent par le nom expressif d'affolement. Si ces crises ne sont pas fatales ou maintenues par un excès d'artifice, la plante retrouve son équilibre dans une symétrie différente de la symétrie primitive. Le métaschéma, la pélorie sont de ces expressions nouvelles de la statique de la plante.

Nous trouvons les signes les plus explicites de gamogemmie dans les formes déréglées qui participent à la fois de la structure normale et de la structure insolite et qui jalonnent la voie aberrante qui conduit de la première à la seconde. Sans être d'une fréquence extrême, ces intermédiaires sont assez nombreux pour étayer une démonstration. Les semis de *Linaria vulgaris* nous les montrent particulièrement abondants dans la génération issue de pieds où l'on trouvait surtout les nouveaux équilibres. Le cas isolé du *Linaria striata* × *genistifolia* ne fournit pas d'indication statistique. Dans la nature le *Linaria spuria* nous a montré le mélange intime des formes déséquilibrées avec les pélories et les métaschémas.

Examinons successivement les métaschémas, les pélories et les autres états équilibrés, dans leurs rapports avec les formes déréglées qui gardent l'empreinte tangible de la gamogemmie.

1. — Indice de gamogemmie dans les fleurs métaschématiques.

Le renversement du diagramme d'une fleur est un phénomène paradoxal. Il est étrange qu'on se soit contenté de le signaler dans un grand nombre de plantes sans s'apercevoir qu'il ébranlait les règles phyllotaxiques fondées sur la généralité des observations et sans songer que la découverte de sa cause présentait une importance capitale.

Ce phénomène a été désigné sous divers vocables qui impliquent des théories contestables en le rattachant à des anomalies dont la nature et l'origine sont différentes. Von Freyhold l'appelle hétérotaxie ; ce nom est employé par Masters dans un sens différent pour désigner l'apparition d'un organe en un lieu insolite. Pour éviter toute confusion nous remplacerions volontiers hétérotaxie au sens de Masters par hétérotopie, si ces *errores loci* n'avaient pas déjà été nommées métastases par Moquin-Tandon et tout récemment homœosis par M. R. G. Leavitt.

Les termes inversion, interversion, ne conviennent pas mieux au métaschématisme, puisqu'ils sont réservés aux spirales génératrices enroulées à contre-sens ou aux corps asymétriques présentant à droite l'organisation habituelle de la moitié gauche et réciproquement.

Le fait insolite des fleurs métaschématiques est la situation du sépale antérieur superposé à la feuille qui joue le rôle de bractée, tandis que, dans une fleur normale de *Linaria*, le premier sépale fait un angle de 36° avec cette feuille.

Nous avions songé à expliquer ce paradoxe en supposant, comme dans la théorie de la préfeuille, l'existence d'un rameau avorté dont la fleur métaschématique serait la *préfleur*. Dans cette hypothèse le pétale médian, morphologiquement antérieur suivant la règle habituelle, serait privé d'éperon parce qu'il est comprimé par la tige-mère ; les deux pétales morphologiquement postérieurs s'étendraient sans obstacle de chaque côté de la feuille-mère du rameau abortif et seraient éperonnés parce qu'ils ont les rapports physiologiques du pétale antérieur des fleurs ordinaires. Nous avons renoncé à cette interprétation, parce que nous n'avons trouvé nul vestige du rameau supposé. On pouvait objecter de plus que les connexions du pétale impair, tout en rendant compte de l'absence d'éperon, ne suffisent pas pour expliquer qu'il ait la structure et la couleur propres à la lèvre postérieure (brun violacé chez le *L. spuria*).

Ce n'est pas à dire que cette couleur soit rigoureusement limitée à la lèvre postérieure ; elle envahit parfois les cinq lobes dans les fleurs normales ou péloriées, ou quatre d'entre eux ; ou bien elle produit des panachures sur le fond jaune des pétales. Dans les pélories, toutes les combinaisons chromatiques s'observent.

Nous expliquons plus simplement la position du sépale superposé à la feuille-mère, en considérant ce sépale comme le produit de la concrescence de deux sépales appartenant à deux fleurs fusionnées en une seule, en d'autres termes la fleur métaschématique comme une fleur agrégée ou synanthie contractée.

Dans les synanthies classiques, où la soudure s'effectue entre rudiments floraux déjà distincts, la part apportée par chaque

composante est encore facile à discerner dans la fleur épanouie. Celle-ci est plus ou moins nettement zygomorphe avec un nouveau plan de symétrie qui n'est autre que le plan d'union avec lequel les plans de symétrie propres à chaque fleur élémentaire forment un angle. Supposons l'union très précoce : les rudiments des pièces florales homologues se superposeront de manière à donner une fleur agrégée n'ayant pas plus de pièces qu'une fleur simple. Mais si l'angle de divergence des deux fleurs, si apparent dans la synanthie, n'est pas réduit à 0, les pièces homologues superposées ne seront pas de même ordre.

Considérons (fig. 29, 30) la synanthie de deux fleurs antidromes F et F', l'une sénestre, l'autre dextre, symétriques par rapport au plan d'union passant par l'axe et la bractée ; ces fleurs sont contractées de manière que la superposition des pièces donne le même nombre de pièces que dans une fleur normale; les fleurs élémentaires font entre elles un angle de 72° comme les pièces consécutives d'un verticille d'une fleur pentamère; la divergence des plans primitifs de symétrie de chaque fleur composante avec le plan d'union sera égale à 36°. Les deux pétales antérieurs prendront la place des deux sépales antérieurs des fleurs ordinaires, c'est-à-dire la place occupée par les éperons dans la fleur métaschématique. Les deux paires qui forment la lèvre postérieure de chaque fleur empiéteront l'une sur l'autre, de telle sorte que le pétale médian postérieur de la synanthie contractée sera la seule pièce résultant de la superposition de deux pétales dressés et violets. Ce sont là justement les caractères essentiels de la corolle métaschématique.

Pour faire mieux saisir la théorie, traduisons-la par un diagramme (fig. 29) où les pièces des fleurs composantes et du métaschéma sont numérotées suivant l'ordre habituel dans la préfloraison quinconciale. Dans les deux fleurs composantes, le premier sépale 1, divergeant de 36° avec l'éperon et le sépale 3 sont antérieurs, les sépales 4 et 5 sont latéraux, 2 est postérieur. Les étamines superposées aux sépales portent les mêmes chiffres. Si nous indiquons l'ordre des pétales par les lettres *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, le pétale antérieur éperonné porte la lettre *a* ; les

pétales *d* et *c* sont latéraux, *b* et *e* postérieurs. Pour distinguer les deux fleurs antidromes, nous employons les symboles 1, *a*, etc. pour la fleur sénestre F ; 1′, *a*′, etc. pour la fleur dextre F′. En superposant les deux fleurs (fig. 30) nous avons 3+3′ pour désigner le sépale médian antérieur, 1+5′ et 5+1′ pour les latéraux, 4′+2 et 2′+4 pour les postérieurs. De même pour les étamines. Nous avons pour les pétales antérieurs *a*+*c*′ et *c*+*a*′, pour les latéraux *d*+*e*′ et *e*+*d*′, pour le postérieur b+b′.

Le pétale b+b′, résultant de la superposition de deux pétales du type postérieur, présente le type de la lèvre postérieure. Dans les pétales *d*+*e*′ et *d*′+*e*, résultant de la superposition d'un pétale du type postérieur *e* et d'un pétale du type latéral *d*, c'est le type latéral qui domine. Dans les pétales *c*′+*a* et *a*′+*c*, résultant de la superposition d'un pétale du type latéral *c* et d'un pétale du type antérieur éperonné *a*, c'est le type latéral qui est dominé. En d'autres termes, quand deux pétales sont superposés, s'ils sont semblables, la résultante leur ressemble, s'ils sont différents, la résultante a le carac ère du pétale le plus différencié, de telle sorte que le caractère du pétale éperonné domine celui du pétale latéral, celui-ci à son tour dominant le caractère du pétale postérieur dépourvu de complication puisqu'il n'a ni éperon ni palais.

Cette superposition rend également compte des caractères de l'androcée des fleurs métaschématiques. Chaque composante fournit deux grandes étamines 1 et 3, 1′ et 3′, deux moyennes 4 et 5, 4′ et 5' et une petit réduite à un staminode stérile 2, 2′. La fleur métaschématique a d'ordinaire une très grande étamine 3+3′ avec deux composantes grandes, deux assez grandes étamines 1+5′ et 5+1′ formées chacune d'une composante grande 1 et d'une composante moyenne 5, enfin deux petites étamines fertiles 4′+2 et 2′+4 résultant de la juxtaposition d'une étamine moyenne 4 et d'un staminode 2.

Les divers caractères de la fleur métaschématique s'enchaînent logiquement si nous envisageons ce type de symétrie zygomorphe comme l'une des conséquences de la gamogemmie apparaissant de bonne heure et accompagnée d'une contraction plus complète que dans la synanthie ordinaire.

Aux nombreux métaschémas des *Linaria vulgaris* et *spuria* sont associées des fleurs qui présentent, outre les mêmes caractères essentiels, d'autres indices de gamogemmie. Les deux bractées restaient indépendantes dans une fleur de la première espèce (fig. 26) qui avait gardé, avec la lèvre antérieure à deux éperons, une lèvre postérieure formée de deux pétales et un staminode entre eux, et qui avait quatre carpelles distincts. Les deux bractées n'étaient que partiellement concrescentes dans une autre fleur (fig. 32) analogue à la précédente pour la corolle. Chez le *Linaria spuria*, les fleurs à deux éperons antérieurs nous ont toujours offert une bractée simple, sauf une (fig. 80) qui avait en outre des éperons aux trois pétales postérieurs. En revanche, l'hétéromérie s'est manifestée sous des formes variées dans des fleurs métaschématiques de cette espèce.

On rencontre des fleurs ne différant du métaschéma pur que par l'existence d'une lèvre postérieure à deux pétales et d'un sixième sépale médian et postérieur. Ces fleurs hexamères marquent le degré de contraction de la synanthie précédant immédiatement la réalisation du métaschéma (fig. 91).

Avec une corolle hexamère, le nombre des sépales peut être réduit à 5 par suppression du postérieur (fig. 92), d'un latéral (fig. 93), à 4 par fusion des trois postérieurs (fig. 94).

La même réduction porte parfois sur la corolle qui devient unilabiée avec 4 pétales diagonaux dont les deux antérieurs éperonnés (fig. 67), tandis que le calice est formé de 4 sépales orthogonaux.

Il arrive aussi que les deux éperons se rapprochent du plan médian et confluent en une pièce bifurquée. Le sépale antérieur disparaît et la synanthie ne diffère plus de la fleur normale que par l'éperon double (fig. 95). Nous avons vu le même cas compliqué de la suppression du sépale médian postérieur (fig. 96). Ces derniers exemples montrent que des fleurs d'apparence normale ou même simplifiée se relient sans lacune aux fleurs métaschématiques et aux synanthies.

D'autres fleurs ont les pétales disposés comme dans la fleur métaschématique avec une lèvre postérieure monopétale et une lèvre antérieure tétramère, mais 6 sépales dont 3 antérieurs

libres et 3 postérieurs unis en une pièce trifide (fig. 78) ou en deux pièces dont une bifide (fig. 77). Dans ces deux cas, les 4 pétales de la lèvre antérieure sont éperonnés. La complication du pétale, accusée par la structure du palais et la présence de l'éperon, coïncidant avec la multiplication des sépales, se montre ici comme un indice de synanthie.

Nous avons d'autres fleurs à corolle hexamère qui s'écartent des fleurs métaschématiques par la présence d'un éperon médian antérieur, mais qui, à l'inverse des hexamères dont il vient d'être question tout à l'heure, ont la lèvre postérieure réduite à un pétale dressé violet comme les fleurs métaschématiques pentamères. Cinq fleurs ainsi constituées ont trois éperons en avant ; elles ont deux paires latérales de sépales ; l'une d'elles n'en a pas d'autre (fig. 81) ; la seconde et la troisième ont le cinquième sépale déjeté au voisinage du sépale latéral gauche, en sorte que les trois éperons sont rapprochés sans interposition de sépales comme dans la première (fig. 97). Dans la quatrième le sépale antérieur est médian, superposé à l'éperon antérieur, ce qui semble indiquer que cet éperon résulte de la soudure complète de deux pétales disposés comme dans les fleurs métaschématiques (fig. 102). Dans la cinquième (fig. 98) le nombre des sépales est porté à six, trois de chaque côté en arrière des éperons.

2. — Indices de gamogemmie dans les pélories.

Considérée en elle-même la pélorie pentamère ne présente aucun caractère qui permette de la considérer comme une fleur plurivalente. La pluralité des éperons, comme leur absence, est indépendante de la composition de la fleur. La pélorie à 5 éperons est formée de 5 antimères comme la fleur zygomorphe ; le nombre des protophyllomes ou feuilles élémentaires est le même dans les deux. Tous les antimères de la pélorie sont construits comme l'antimère antérieur de la fleur ordinaire. Un nouvel équilibre se trouve réalisé sans impliquer perfectionnement ou régression.

Au point de vue physiologique, la fleur péloriée est dans un état manifeste d'infériorité, car elle est généralement stérile.

Cela ne prouve pas que la plante en pâtisse et que sa propagation soit entravée. Nous concevons que la fleur régularisée aboutisse à des conditions plus favorables à l'autofécondation qui est loin d'avoir toujours les conséquences fatales qui lui ont été attribuées. Nous concevons d'autre part que la fleur sacrifiée comme porte-graines puisse trouver son emploi dans une plus haute division du travail et favoriser la pollinisation croisée, car elle est plus brillante, plus attirante que les fleurs ordinaires et peut diriger les insectes vers les fleurs zygomorphes qui lui sont associées. Mais gardons-nous de considérer ces conséquences possibles de la pélorisation comme un but poursuivi par la plante inconsciente ou par quelque génie naturel, comme une tendance innée au progrès. Ces idées téléologiques sont la ruine de la science.

Bornons-nous à relever les intermédiaires morphologiques entre la fleur normale et la pélorie.

Une série de fleurs de *Linaria striata* × *genistifolia* nous a conduits graduellement de la fleur à deux pistils, à trois bractées et à neuf éperons à la pélorie où le dernier vestige de gamogemmie se réduit à un sépale bifide (fig. 50 à 60).

L'*Antirrhinum majus* ne serait guère moins favorable, si l'excès de condensation des fleurs n'amenait de fréquentes concrescences ou des suppressions de sépales et de bractées, c'est-à-dire des pièces qui, chez les Linaires, gardent parfois plus longtemps que la corolle les traces de la pluralité originelle.

Chez le *Linaria vulgaris* les fleurs accompagnées de plus d'une bractée nous ont montré des tendances à la pélorie. Toutefois un pétale au moins est demeuré sans éperon.

La pluralité des bractées est rare chez le *Linaria spuria*. Rappelons une fleur à quatre éperons (fig. 85), très analogue aux précédentes, dont le pédoncule, né entre deux feuilles-mères, portait une bractée propre. Rappelons encore une hémipélorie à bractées opposées (fig. 90) et une pélorie métalchématique à bractée bifide (fig. 80). La pléiomérie des enveloppes florales est plus commune.

On rencontre, même sur des pieds extrêmement chétifs, des pélories terminales à 6 pétales éperonnés et à 6 sépales (fig. 64). Cette pléiomérie est l'indice de l'agrégation de deux rudiments

floraux. On nous objectera que, dans les mêmes conditions, on connaît des fleurs tétramères (fig. 63). Mais ces dernières s'expliquent par une simple contraction des pièces existantes qui se superposent en partie : ces faits sont donc prévus par notre théorie qui comporte une réduction numérique des pièces florales. La réduction est encore manifeste quand le verticille compte 6 pièces distinctes si le nombre des rudiments combinés est 10. L'augmentation du nombre des pièces est inexplicable s'il n'existe qu'un rudiment floral, puisque la vigueur de la plante est hors de cause.

La gamogemmie nous rend compte de l'existence de fleurs définissant l'axe du *Linaria spuria* qui appartient à une famille où les fleurs sont généralement latérales. Dans les axes primaires et les rameaux proventifs très grêles qui se développent rapidement après la moisson, la végétation est bornée, tandis que la floraison manifeste une activité insolite. Les rudiments floraux du sommet de la grappe arrêtée dans son allongement se confondent et s'épanouissent ensemble au sommet, tout en étant originellement latéraux suivant la règle de l'espèce. Les feuilles opposées sont un autre indice de cette sorte de télescopage des tiges qui ne développent pas régulièrement leurs entre-nœuds. La fleur d'apparence terminale est péloriée parce que sa position et sa forme également insolites procèdent de la même cause.

Ce n'est pas parce qu'elle est terminale que la fleur définissant l'axe est presque toujours péloriée, c'est parce que la pélorie, comme l'apparence terminale, est l'effet de la gamogemmie. On comprend dès lors l'existence de fleurs latérales péloriées et l'association des fleurs métaschématiques aux pélories.

Je n'ai pas récolté de pélories latérales de *Linaria spuria* munies de plus de 5 éperons ; leur existence est néanmoins probable (1).

(1) Nous hésitons à rattacher aux fleurs latérales une pélorie hexamère née sur le trajet d'une grappe à feuilles alternes. Le pédoncule, au lieu d'être franchement axillaire, se dégageait à trois quarts de millimètre au-dessus de l'aisselle de la feuille correspondante.

3. — Indices de gamogemmie dans les fleurs munies d'une étamine postérieure pollinifère.

Le développement de sacs polliniques dans une pièce habituellement réduite à un staminode ne peut s'expliquer que par une excitation insolite. Cette excitation n'est pas produite par un organisme étranger, comme dans le cas des fleurs femelles de *Lychnis alba*, dont les rudiments staminaux se développent sous l'influence des *Ustilago*. Les Champignons font défaut dans les fleurs de Linaires et l'intervention de parasites siégeant ailleurs, dans les racines par exemple, est improbable, puisque l'anomalie s'est reproduite de graines transportées à 75 kilomètres du lieu de la récolte, dans un jardin où la Linaire n'avait jamais existé. Ici l'excitation est d'origine interne : nous en trouvons la source dans la gamogemmie florale.

Cette anomalie s'observe facilement chez le *Linaria vulgaris* (fig. 46, 47). Nous ne l'avons pas recherchée dans les autres espèces où elle ne doit pas être plus rare. Le *Linaria spuria* nous a fourni des fleur pléiomères intermédiaires entre la synanthie explicite et la fleur pentamère à cinq étamines fertiles.

Nous avons mentionné dans cette espèce cinq fleurs (fig. 81, 97, 98) dont la corolle hexamère avait trois pièces éperonnées sur cinq à la lèvre antérieure, et dont le calice comptait six, cinq ou quatre sépales. L'androcée examiné dans l'une d'elles (fig. 97) comprenait quatre étamines fertiles et deux staminodes superposés aux sépales postérieurs. Dans une fleur à sept pétales (fig. 84), les staminodes étaient remplacés par des languettes pétaloïdes. Nous avons vu d'autre part deux corolles (fig. 95, 96), où la synanthie n'était plus indiquée qu'en avant par la bifidité de l'éperon, la lèvre postérieure étant identique au type habituel ou même simplifiée par la suppression du sépale impair (fig. 96).

Le passage de la synanthie à la fleur qui diffère uniquement de la normale par la fertilité de l'étamine postérieure est encore plus manifeste dans deux fleurs (fig. 99, 101) dont la moitié antérieure est revenue au type, tandis que la synanthie reste visible dans la moitié postérieure.

Dans l'une d'elles (fig. 99), chaque lèvre de la corolle est

trilobée. A chacun des six sépales alternes avec les pétales est superposée une pièce staminale. La lèvre antérieure ne diffère de l'état habituel que par une gibbosité plus marquée des pièces escortant l'éperon et une forme plus arrondie des lobes correspondants. Les trois pétales postérieurs, violets et dressés, ressemblent à la paire normale de la lèvre postérieure ; les deux étamines correspondantes sont réduites à des staminodes, tandis que les quatre antérieures sont fertiles.

Dans l'autre fleur (fig. 101), construite comme la précédente dans sa moitié postérieure, la lèvre antérieure est tout à fait normale et ne présente aucun rudiment d'éperons latéraux. L'unité florale est intégrée en avant, puisque dans la moitié antérieure les plans de symétrie des deux fleurs élémentaires se confondent avec le plan de symétrie de la fleur gamogemmique. La synanthie est encore manifeste en arrière, où ces deux plans, divergeant entre eux de 72°, coupent chacun un sépale et un staminode identiques aux pièces impaires d'une fleur simple. Le schéma (fig. 100) comparé au diagramme (fig. 101) traduit ces rapports.

Que la contraction des deux fleurs composantes atteigne en arrière le degré déjà réalisé en avant, les deux sépales, se confondant sur le plan médian, ne laisseront plus de place au pétale postérieur, les deux staminodes conflueront en une étamine et nous aurons la fleur d'apparence normale, mais à cinq étamines fertiles (fig. 46, 47) comme terme extrême de la gamogemmie, comme conséquence de la synanthie.

L'interpénétration de deux fleurs, l'une droite, l'autre gauche, et la fusion intime des pièces homologues superposées nous expliquent le renforcement de la pièce postérieure et la transformation de deux staminodes en une étamine fertile, de même qu'elles nous rendent compte du développement des pétales les moins compliqués en pièces éperonnées dans les pélories.

La fertilité de la cinquième étamine des fleurs d'apparence normale qui accompagnent les métaschémas et les pélories est donc aussi d'origine gamogemmique.

4. — Indices de gamogemmie dans les fleurs unilabiées.

Les fleurs latérales qui accompagnent les pélories d'*Antirrhinum majus* ont fréquemment les pétales de la lèvre postérieure séparés par une fissure descendant jusqu'à la base du tube. Ces pétales gardent leurs caractères distinctifs à l'égard de la lèvre antérieure. Le reste de la fleur n'est pas modifié. Si la fission intéresse la fleur supérieure, d'ailleurs péloriée, l'androcée est isomère à la corolle comme dans la plupart des pélories franches. Une telle fleur pentamère offrait cinq étamines égales dont deux concrescentes par les filets ; une autre avait cinq sépales, six pétales, cinq étamines égales et une languette orangée, velue, surmontée d'un petit lobule rouge.

Les indices de gamogemmie sont plus nets dans les fleurs fissurées de Linaires, péloriées ou non. Chez le *Linaria vulgaris* nous avons mentionné une fleur (fig. 8) à palais bien pélorié, à cinq éperons décroissants d'avant en arrière où la fission était limitée à la ligne médiane concave du tube. L'inclinaison du palais avec allongement des lobes postérieurs dans des fleurs munies de cinq ou de trois éperons nous achemine vers une fleur (fig. 11, 43) dont les lobes postérieurs s'étendent comme des revers de part et d'autre de la fissure intéressant les deux tiers du tube. Cette fleur à trois éperons, tout en se reliant étroitement aux pélories, n'a plus réellement qu'une lèvre antérieure.

La même disposition se retrouve chez le *Linaria spuria* (fig. 69). Dans une autre fleur (fig. 74) la corolle est analogue, mais le calice différent : le sépale médian est antérieur, superposé à la bractée et au pétale impair ; son voisin gauche est bifide. Les preuves manifestes de concrescence révélées par la position du premier, par la bifidité du second, démontrent l'intervention de deux fleurs.

D'autres fleurs unilabiées ont tous les pétales éperonnés, qui sont dans l'une au nombre de sept, déjetés du côté opposé à la fissure dont la position n'a pas été précisée. La fleur terminant un ramuscule, mais portant une bractée à sa base, résulte évidemment d'une combinaison d'au moins deux pousses. Nous avons des pétales éperonnés au nombre de cinq avec la fente, tantôt en

arrière (fig. 70), tantôt en avant (fig. 103) ; dans ces deux cas on compte quatre sépales ; mais dans le dernier il manque au moins le pétale normalement médian, ce qui implique une pléiomérie. La même remarque s'applique à deux fleurs qui avaient seulement quatre éperons déjetés en arrière et une fente antérieure. L'une d'elles (fig. 104) avait cinq sépales dont le médian en avant.

Antérieure ou postérieure, la lèvre unique est formée de pétales plus nombreux que ceux de la lèvre normale correspondante, souvent aussi nombreux et même plus nombreux que la somme des pièces des corolles bilabiées. La pluralité des éperons montre la complication morphologique accrue et l'activité sécrétrice insolite des pétales présents. La pléiomérie du calice vient renforcer les preuves de pléiomérie des fleurs unilabiées.

On ne saurait méconnaître néanmoins que les pièces existant virtuellement dans les rudiments associés sont pour la plupart frappées d'un précoce arrêt de développement qui les empêche d'apparaître. Il n'est pas impossible que l'avortement des pièces qui se gênent réciproquement ramène le total des éléments réels de la fleur gamogemmique au-dessous du nombre qui caractérise les fleurs simples.

5. — Indices de gamogemmie dans les fleurs méiomères.

On rencontre de temps à autre chez les Scrophulariacées, comme dans les autres familles, des fleurs appauvries sans aucun lien avec les anomalies qui nous occupent. La disparition de l'éperon et de tout le pétale antérieur n'est pas rare chez les Linaires. Schrank la mentionne en 1811 dans les semis serrés de *Linaria chalepensis*. Elle constitue, selon Decaisne, une variété chez le *Linaria striata* ; je l'ai décrite et figurée en 1894 chez le *Linaria vulgaris*. Parfois l'éperon n'est représenté que par un appendice très court. Cette disposition est connue dans cette dernière espèce où je l'ai retrouvée en 1893, 1895 et 1910. Je l'ai observée aussi chez le *Linaria arvensis* Desf. au jardin botanique de Nancy le 30 septembre 1895 et sur cinq fleurs de *Linaria spuria* le 6 septembre 1907. Dans ce dernier

cas, on trouvait à proximité un grand nombre de pélories et d'anomalies connexes. Mais, vu sa rareté dans les conditions où les pélories et les métaschémas abondent, rien n'indique qu'elle relève de la gamogemmie plutôt que des circonstances banales qui entravent le développement complet des fleurs.

Il n'en est plus de même quand la réduction numérique des pièces florales ou l'atrophie de quelques-unes s'accompagne d'un perfectionnement de quelques autres dans des fleurs associées à celles où les signes de gamogemmie sont variés.

Dans les fleurs les plus compliquées, la pléiomérie n'intéresse pas également tous les verticilles. Le pistil, comme les bractées, y échappe le plus souvent. Le calice se comporte diversement : chez l'*Antirrhinum majus*, le nombre des sépales est inférieur à cinq dans la plupart des pélories que j'ai étudiées, lors même que la corolle a six ou sept lobes ; chez les Linaires, le nombre des sépales distincts, ou partiellement concrescents en pièces bi ou trifides, ou dont la place est indiquée par la loi d'alternance des sépales et des pétales, dépasse fréquemment celui des pétales visibles. La comparaison des verticilles d'une même fleur établit donc la coexistence de la pléiomérie dans les uns avec la méiomérie dans les autres.

Le *Linaria vulgaris* nous a fourni une fleur dont la cinquième étamine était fertile malgré la réduction de l'éperon, un métaschéma (fig. 31) pourvu de cinq sépales et de cinq pétales, mais dont la grande étamine antérieure faisait défaut. L'une des quatres fleurs méiomères épanouies du 13 au 16 août 1897 dans la postérité d'un pied muni de pélories et de métaschémas, sur un sujet pourvu d'ailleurs de trois corolles flanquées d'une languette supplémentaire, avait encore cinq sépales, bien que la corolle fût réduite à quatre pétales éperonnés et orthogonaux. Les trois autres fleurs, quoique tétramères dans les trois verticilles extérieurs et pourvues d'un seul éperon, sont un terme plus avancé de la même régression.

La dernière fleur décrite chez le *Linaria striata* × *genistifolia* (fig. 61) se laisse ramener à la même série par ses quatre sépales et ses trois pétales éperonnés.

Les quatre sépales et les trois éperons ont la même forme, mais une disposition différente, chez un *Linaria spuria*

(fig. 107). L'éperon antérieur est bifide, mais le palais possède quatre lobes dans une autre fleur (fig. 106), qui conduit aux pélories tétramères, fréquentes chez cette espèce (fig. 63) dans la position latérale ou terminale, avec éperons semblables ou partiellement invaginés. Celles-ci passent aux pélories pentamères ou polymères par l'intermédiaire d'une fleur terminale, munie de quatre sépales orthogonaux, de quatre pétales diagonaux éperonnés et d'un cinquième pétale distinct seulement au palais (fig. 105).

Rappelons les fleurs unilabiées à quatre pétales éperonnés avec quatre ou cinq sépales, une autre (fig. 108) où les deux éperons postérieurs sont rudimentaires et qui a gardé cinq sépales, une fleur (fig. 67) réduite à quatre sépales et à une corolle semblable à la lèvre antérieure d'un métaschéma. Nous trouvons enfin la méiomérie du calice tétrasépale combinée à la pléiomérie de la corolle hexapétale, dans une hémipélorie (fig. 90), dans une fleur (fig. 96) dont l'éperon est bifide, dans d'autres où les éperons séparés sont au nombre de deux (fig. 94) ou trois (fig. 81).

Les fleurs méiomères qui se relient par des transitions insensibles aux fleurs partiellement méiomères, isomères ou pléiomères auxquelles elles sont associées sur les mêmes plantes, se comprennent d'elles-mêmes comme conséquence des conditions qui ont amené la fécondité de l'étamine postérieure, la multiplicité des éperons, le métaschématisme, la pélorie, la pléiomérie souvent accompagnée de méiomérie partielle. Le déterminisme commun de ces diverses anomalies réside dans la gamogemmie florale et les contractions plus ou moins étendues qui l'accompagnent.

II. — INDÉPENDANCE DU DÉVELOPPEMENT DES ÉPERONS ET DE LA POSITION MORPHOLOGIQUE DES PÉTALES

La coïncidence entre la multiplicité des éperons et la gamogemmie ne prouve pas que les fleurs élémentaires associées soient en même nombre que les éperons. Si nous admettons que dans le métaschéma chaque éperon appartient au pétale antérieur d'une fleur distincte, c'est que cette interprétation

s'accorde avec la structure de l'androcée et que, de plus, nous observons, chez le *Linaria spuria* comme chez le *L. vulgaris*, les degrés intermédiaires entre la synanthie biflore à bractée bifide et la fleur métaschématique ramenée à l'équilibre pentamère. Rien n'indique qu'une pélorie soit formée de cinq ou six fleurs selon qu'elle a cinq ou six éperons.

L'hémipélorie (fig. 90) nous a montré que la position des éperons, déterminée par les actions mécaniques, est indépendante de la position morphologique des pétales dont ils dépendent.

Il en est de même de la fleur à bractées opposées de *Linaria vulgaris* (fig. 38, 39) dont les deux éperons avoisinent le plan transversal des fleurs composantes. La languette pétaloïde (fig. 33, 34) détachée, soit en dehors, soit en dedans du tube dans plusieurs fleurs de *Linaria vulgaris* et *spuria*, représente le pétale antérieur de la fleur sacrifiée dont l'éperon n'a pas trouvé les matériaux nécessaires à son développement.

En dehors des cas d'atrophie simple où la corolle s'appauvrit sans compensation, nous avons noté maintes fois chez les *Linaria spuria* et *striata* × *genistifolia*, des fleurs gamogemmiques dépourvues d'éperons au niveau d'une ou plusieurs bractées, tandis que les éperons étaient constants à tous les pétales développés, quelle que fût leur position. Les fleurs unilabiées à fissure antérieure sont dans le même cas.

Dans la fleur hexamère (fig. 85) de *Linaria spuria* munie d'une seule bractée sur le trajet du pédoncule, le pétale superposé à cette bractée, comprimé par deux sépales se recouvrant en partie, était privé d'éperons tandis que quatre des autres en possédaient.

Il est donc certain que dans les fleurs où les rapports des enveloppes florales sont modifiés, surtout par suite de la gamogemmie, les éperons peuvent manquer dans la position habituelle et apparaître sur des pétales qui en sont normalement dépourvus.

III. — REMARQUES SUR LE PISTIL DES PÉLORIES

Les pélories de Linaire ne donnent généralement pas de

graines. J'ai vainement tenté de féconder quelques fleurs péloriées de *Linaria vulgaris*, soit en imprimant un mouvement de va-et-vient à la corolle close, soit en fendant le tube et en appliquant directement les anthères sur le stigmate. Quand l'ovaire n'est pas prématurément flétri, la capsule grossit peu et les graines ne mûrissent pas. La stérilité des fleurs péloriées est sans conséquence pour la propagation de la monstruosité, qui reparaît dans les semis de graines provenant des fleurs normales associées aux fleurs péloriées. J'avais obtenu en 1896 et 1897 des plantes pélorigènes en recueillant des graines au hasard sur les pieds pourvus d'anomalies gamogemmiques ; j'ai perdu la race en cherchant à obtenir de la semence dans les fleurs monstrueuses.

L'*Antirrhinum majus* se comporte autrement. Les fleurs péloriées donnent assez fréquemment des capsules fertiles, elles-mêmes péloriées. Elles mûrissent spontanément, sans pollinisation artificielle, sans doute par autofécondation. Comme dans le reste de la fleur, la pélorie, dans le pistil, se réalise sans changement du nombre des pièces. Les carpelles péloriés restent au nombre de deux, de même que les autres verticilles, en changeant de forme, restent pentamères. A l'état normal, le carpelle antérieur est plus bombé à la base et muni de deux ostioles, le carpelle postérieur le surplombe au sommet et présente un ostiole unique, plus large ; le style s'incurve en avant. Dans le pistil pélorié, les deux carpelles sont égaux et présentent tous deux, soit le type antérieur, soit le type postérieur. Dans le premier cas, le plateau terminal est muni de quatre ostioles petits, régulièrement disposés autour de la base du style ; dans le second cas, qui nous a paru plus rare, ils ont l'un et l'autre la constitution du carpelle postérieur avec une large bouche béante en avant et en arrière du style.

La multiplication des carpelles accompagne la pléiomérie des pétales. Une pélorie hexamère nous a fourni une capsule à trois carpelles du type postérieur avec trois larges ostioles symétriquement disposés. Nous avons constaté ces diverses dispositions des fruits en 1911. L'année précédente nous avions reconnu dans une pélorie pentamère, où le calice était réduit à trois pièces, trois loges ovariennes alternes avec les sépales.

Dans le cas d'hémipélorie de *Linaria maroccana* décrit par von Freyhold, les deux pistils étaient indépendants. Il en est de même dans l'*Antirrhinum* de Choisy à corolle régulière à sept lobes et dans la fleur de *Linaria striata* × *genistifolia* à neuf éperons dont il a été fait mention au cours de cette étude (fig. 49 et 51). Nous n'avons pas trouvé d'intermédiaires entre cette indépendance complète des pistils et leur unification dans les fleurs parfaitement péloriées où les traces de synanthie sont effacées dans le dernier verticille comme dans les précédents.

L'individualité des fleurs composantes ne se manifeste pas davantage dans les métaschémas où la nouvelle unité est intégralement réalisée avec la symétrie zygomorphe renversée. Mais dans les stades précurseurs encore pléiomères, la dualité originelle se trahit jusque dans le pistil, dans un exemple fourni par le *Linaria vulgaris* (fig. 26). La présence de quatre carpelles se révèle dans l'ovaire unique par quatre loges distinctes. La combinaison des carpelles est assez intime pour amener une placentation axile.

La rareté des transitions entre la paire de pistils des fleurs associées et le pistil bivalent redevenu identique à celui des fleurs élémentaires dans des fleurs manifestant encore des signes de synanthie dans les verticilles extérieurs ou réalisant les nouveaux états d'équilibre de la fleur à cinq étamines fertiles, du métaschéma ou de la pélorie, montre que la confluence des pièces est plus rapide dans le verticille femelle que dans ceux qui le précèdent. L'accélération atteint son maximum dans les placentas, déjà massés autour de l'axe quand les pièces carpellaires sont encore distinctes au nombre de quatre dans la paroi de l'ovaire.

Ceci peut tenir à l'activité spéciale du pistil et surtout de ses émergences placentaires. Mais il faut songer aussi que son développement rapide s'accomplit dans un espace limité où les rudiments superflus n'ont pas de place pour s'intercaler aux rudiments normaux ou se faire jour en dedans ou en dehors d'eux, comme c'est le cas pour la corolle, qui a le champ libre.

La place n'est pas aussi strictement mesurée à l'androcée, qui partage souvent la pléiomérie de la corolle. Il naît pourtant

sur un cercle plus interne, partant plus étroit. C'est ce qui fait sans doute que les étamines sont parfois moins nombreuses que les pétales. Ainsi nous avons trouvé chez le *Linaria vulgaris* comme chez le *Linaria spuria* des fleurs à six pétales, dont deux antérieurs, éperonnés, sans étamine entre les éperons. Le nombre des étamines n'augmente pas quand un ou plusieurs pétales supplémentaires sont représentés, soit par de petits éperons accessoires, soit par des languettes extérieures à la corolle ou incluses dans le tube.

Dans les fleurs pléiomères d'*Antirrhinum majus*, la réduction de l'androcée peut être limitée aux filets, dont quelques-uns portent deux anthères ou une anthère bilobée ou difforme indiquant la pénétration réciproque de deux pièces. La Linaire vulgaire nous a fourni un exemple de cette concrescence des étamines par les filets. Des faits de même ordre sont fréquents dans les pseudo-pélories de Digitale où, par contre, la dilatation insolite du sommet du réceptacle va parfois jusqu'à l'accrescence du pistil polycarpique et à la prolifération centrale. Ces produits péloriformes sont d'ailleurs distincts des vraies pélories qui, lorsqu'elles se manifestent dans le pistil par l'actinomorphie, s'accompagnent rarement de pléiomérie.

CONCLUSIONS

La gamogemmie est jusqu'ici le seul facteur de l'organisation intime qui puisse être considéré comme cause de la pélorie, aussi bien que de l'actinomorphie habituelle des genres appartenant à des familles zygomorphes.

La gamogemmie, comme la gamophyllie, comme l'agrégation d'unités morphologiques quelconques en une unité d'ordre supérieur, se réalise à divers degrés, ainsi que nous l'avons indiqué en 1886. L'agrégation intégrée aboutit à la constitution d'un membre unifié, jouissant des propriétés anatomiques essentielles de ses composantes, tout en étant multivalent. Ce membre est homologue, mais non isologue, du membre simple dont il est un multiple.

L'agrégation imparfaite des tiges donne des membres dans lesquels les unités composantes ne sont pas entièrement con-

fondues en une unité d'ordre supérieur telle qu'un rameau végétatif d'Ombellifère ; ce cas est réalisé dans les fascies.

Les membres nommés par M. L. Blaringhem fascies cylindriques, autrement dit les axes succulents où l'épaississement l'emporte sur l'allongement, où les bourgeons floraux sont excessivement condensés, résultent, comme la fascie, de la gamogemmie. Mais ce ne sont plus des fascies ; ils représentent un degré plus avancé d'agrégation, dans lequel la tige d'ordre supérieur est déjà intégrée en une tige plurivalente, sans avoir encore repris l'aspect des tiges élémentaires.

L'association des pousses florales n'est qu'un cas particulier de la gamogemmie. Nous y rencontrons les mêmes degrés. La synanthie au sens vulgaire est directement comparable à la fascie : les fleurs composantes s'y reconnaissent et peuvent même garder leur symétrie propre. Il s'agit alors de concrescences survenues entre boutons déjà individualisés au moins à l'état d'ébauche.

Si la fusion est congénitale et complète, si deux ou plusieurs rudiments s'entre-pénétrent dès leur apparition, la fleur plurivalente réalise intégralement une nouvelle unité florale d'ordre supérieur, dans laquelle le nombre des pièces constituant la fleur plurivalente est ramené au nombre de pièces des fleurs élémentaires. Nous distinguons alors deux cas, selon que le plan médian de la fleur plurivalente reste totalement ou partiellement distinct de ceux des fleurs composantes, ou qu'il se confond avec eux.

Dans le premier cas rentrent les fleurs métaschématiques où la zygomorphie persiste avec les éperons disposés de part et d'autre du plan médian. L'intersection des plans de symétrie des fleurs élémentaires détermine un axe, par rapport auquel la fleur agrégée tend à prendre une symétrie rayonnée réalisée dans la pélorie.

Dans le second cas, les pièces homologues des fleurs composantes sont superposées chacune à chacune. Parfois la fleur plurivalente ne diffère pas extérieurement de ses composantes ; mais souvent le renforcement résultant de la superposition de deux pièces stériles de l'androcée amène le réveil des caractères fonctionnels du staminode transformé en étamine pos-

térieure pollinifère ; de même le renforcement des pétales inactifs leur permet d'atteindre au même degré de complication que le pétale nectarifère antérieur. Ainsi s'explique la pluralité des éperons allant jusqu'à la pélorie parfaite.

L'effet immédiat de la gamogemmie florale est d'ébranler l'équilibre primitif des fleurs zygomorphes. Il en résulte diverses irrégularités de la fleur rentrant dans le cadre des synanthies. De nouveaux états d'équilibre se rétablissent aux dépens des matériaux désorientés. Les principaux sont les fleurs à cinq étamines fertiles, les métaschémas et les pélories.

Les deux premiers types sont des fleurs latérales. Les pélories et surtout les termes intermédiaires entre la synanthie et la fleur plurivalente régularisée se rencontrent aussi dans la même position ; mais les pélories sont plus fréquentes au sommet des axes.

La prépondérance des pélories à l'extrémité des tiges ne prouve pas qu'elles soient anatomiquement terminales. Les produits péloriformes de la Digitale, qui arrêtent la croissance de l'axe et des rameaux, résultent manifestement de la concrescence de plusieurs fleurs latérales.

Dans la race demi-naine d'*Antirrhinum* que nous cultivons, la fleur qui arrête prématurément l'allongement de la tige et des rameaux est souvent péloriée. Parmi les formes de complications diverses qu'elle revêt, mentionnons des fleurs enroulées en hélice dans lesquelles la corolle pléiomère continue la courbe du calice. La Digitale et les Linaires (*L. spuria*) sont parfois le siège de la même modification. On ne saurait méconnaître une gamogemmie, dont les fleurs composantes s'insèrent à différents niveaux de l'axe de la grappe. Nous avons là une sorte d'*hélicomorphose* relevant des mêmes causes que la pélorie et la synanthie et marquant, comme celle-ci, un degré inférieur de la formation d'une fleur plurivalente à symétrie nouvelle.

Chez l'*Antirrhinum* comme chez les *Digitalis*, etc., les fleurs d'apparence terminale et pélorique appartiennent à des axes d'inflorescence dont l'allongement restreint entraîne le rapprochement, la concrescence, la fusion congénitale des rudiments floraux. La floraison l'emporte sur la végétation ; c'est sans doute pour cette raison que le raccourcissement des entre-

nœuds n'est pas accompagné de l'épaississement et de la carnosité signalés par M. Blaringhem dans ce qu'il appelle des « fascies cylindriques ». Ces dernières ont d'étroites affinités avec les modifications pélorigènes de la croissance. Dans ces divers cas, nous retrouvons cette sorte de télescopage des tiges où les bourgeons et leurs rudiments s'entre-pénètrent par suite d'un obstacle anatomique à l'allongement. La gamogemmie congénitale nous apparaît comme la cause des inflorescences bisexuées de Maïs, des *Capsella* à capsules à quatre valves ou davantage, aussi bien que des fleurs de Linaire à cinq étamines fertiles, à fleurs péloriées, métaschématiques ou irrégulières.

La même explication convient aux plantes naines, filiformes de *Linaria spuria*, bien que leur aspect soit diamétralement opposé à celui des plantes succulentes. Les pélories le plus souvent parfaites qui arrêtent l'allongement de l'axe primaire ou des rameaux ne sont pas anatomiquement terminales. Comme nous l'avons établi pour la fleur normale de l'*Asarum*, qui n'est terminale qu'en apparence, leurs faisceaux doivent partir de l'aisselle des feuilles sous-jacentes qui ne porte pas d'autre bourgeon.

Les pélories dont l'origine est manifeste sont donc des fleurs d'ordre supérieur, homologues, non isologues des fleurs zygomorphes habituelles des mêmes espèces. La gamogemmie ne laisse pas de traces apparentes quand elle est intégrée ; mais les états intermédiaires entre les synanthies et les pélories permettent de conclure avec une grande vraisemblance que la combinaison de plusieurs rudiments floraux est l'origine habituelle de la pélorie.

Les actions extérieures, naturelles ou expérimentales, provoquent la pélorie, quand les réactions internes qu'elles stimulent entraînent la gamogemmie, qui en est la cause prochaine.

EXPLICATION DES PLANCHES

Pl. I. — Fig. 1-24. *Linaria vulgaris.* Divers aspects des pélories et des anomalies connexes.

Pl. II. — Fig. 25-47. *Linaria vulgaris.* Diagrammes

Pl. III. — Fig. 48-61. *Linaria striata* × *genistifolia.*

Pl. IV et V. — Fig. 62-87, 89-108. *Linaria spuria.* Fig. 88. *Linaria maroccana.* (Pour le détail, consulter le texte).

INFLUENCE DU MILIEU

SUR LA

RÉSISTANCE DU PÉNICILLE CRUSTACÉ AUX SUBSTANCES TOXIQUES

Par Alf. Le RENARD

INTRODUCTION

Le présent travail n'est que la suite d'un ouvrage déjà paru il y a quelques années; il n'a pas la prétention d'achever complètement l'étude du sujet choisi, ce n'est seulement qu'un pas de plus dans cette voie. En effet, si la plante étudiée, qui est le Pénicille crustacé (*Penicillium crustaceum* Lin.), se comporte comme nous l'avons observé dans nos expériences (1), les résultats acquis ne concernent qu'elle et il faudrait, pour présenter un ensemble complet, étudier encore l'action exercée sur elle par tous les sels toxiques et non toxiques, minéraux et organiques, les uns par rapport aux autres. Il faudrait aussi étendre l'étude de cette action dans ce champ pour ainsi dire illimité sur le plus grand nombre de Champignons. J'entreprendrai incessamment d'élucider la dernière partie de la question en me bornant aux sels minéraux toxiques, et on pourra probablement alors étendre, sinon généraliser quelques-unes des conclusions émises ici même.

Comme le précédent, ce travail a été exécuté au laboratoire de Botanique (organographie et physiologie) du Muséum d'Histoire naturelle, dirigé par M. Ph. Van Tieghem, auquel j'adresse ici tous mes remerciements.

(1) Dr Le Renard, Essai sur la valeur antitoxique de l'aliment complet et incomplet (*Thèse de doctorat*, 1907). — Action des sels de cuivre sur le *Penicillium glaucum* (*C. R. Ac. des sc.*, 1906). — Du chémauxisme des sels solubles de cuivre sur le *Penicillium glaucum* (*Journ. de Bot.*, 1902).

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

La germination et la végétation du Pénicille crustacé ont été étudiées de mille manières et la conclusion générale de beaucoup de ces travaux a presque toujours été qu'il supportait dans des conditions données telle ou telle dose de substance toxique. On n'a guère cherché à faire varier sa résistance en modifiant le milieu de façon rationnelle et à en tirer des conclusions quelque peu pratiques, par exemple la mesure de la résistance du champignon suivant la qualité du milieu. Tant qu'on ne se préoccupe de la question qu'au point de vue toxique, il est difficile d'entrevoir un procédé de comparaison entre les divers degrés de résistance du champignon dans son milieu de culture. Il n'en est plus de même si on envisage à la fois le champignon et son milieu nutritif bien déterminé en opposition avec le toxique, c'est-à-dire la résistance aux poisons procurée par l'aliment. Cette action ne se dégage naturellement pas de façon précise dans un milieu alimentaire complexe, elle est en ce cas une résultante dont les éléments constituants influent les uns sur les autres ; néanmoins il est intéressant de connaître l'action isolée de chaque élément de cette résultante.

En effet l'action antitoxique des différents composés chimiques utilisés dans les milieux nutritifs composés artificiellement n'est jamais entrée en ligne de compte dans les expériences antérieures aux miennes, faites avec des toxiques sur les végétaux tant supérieurs qu'inférieurs. Il était donc naturel qu'on cherchât seulement à établir des chiffres donnant la grandeur de l'action toxique en se servant du toxique lui-même. Coupin est, je crois bien, le premier qui, en 1900, ait parlé de l'établissement d'un équivalent toxique qu'il définit : *le poids minimum d'une substance qui, dissoute dans dix parties d'eau, empêche la germination.* On voit que l'auteur cherche une base pour comparer entre elles les actions toxiques et permettre de poser des chiffres qui du premier coup d'œil donnent les grandeurs relatives des actions toxiques. J'ai reproché à cette définition de ne pas tenir compte du poids moléculaire des composés chimiques toxiques et de ne pouvoir s'appliquer qu'à des milieux non définis ; or, aujourd'hui, dès qu'il s'agit de physio-

logie, il ne peut être question que de molécule. Néanmoins je dois à cette formule d'avoir cherché dans tout ce qui va suivre à poser des jalons à peu près sûrs en évitant certaines obscurités et à donner à ma définition une base scientifique d'accord avec les données actuelles de la physico-chimie.

Il est vrai que, s'il s'agissait auparavant d'équivalent toxique, je veux, à mon tour, mettre en évidence l'*équivalent antitoxique*.

Mais ce terme d'équivalent reste quelque chose d'imprécis si on se rapporte à la définition de ce dernier donnée ci-dessus. La concentration indiquée pour la solution toxique ne peut être constamment employée, la formule n'a qu'un rapport très indirect avec les poids atomiques des corps expérimentés, tant toxiques qu'antitoxiques, et il m'a semblé préférable de chercher une valeur qui, multipliée par des facteurs déterminés, donne la valeur antitoxique d'un corps à ses diverses concentrations. Or ces termes ne sont autres que ceux qui servent à définir le mot coefficient. Nous pouvons donc dire que nous allons déterminer les coefficients antitoxiques des corps alimentaires en présence des sels toxiques minéraux, coefficients, bien entendu, propres au Pénicille crustacé ; nous allons chercher sur quelles bases on peut s'appuyer pour obtenir ces coefficients, et nous verrons en outre que ces coefficients permettent de déterminer d'autres valeurs intéressantes à connaître.

Nous ne nous sommes attachés pour cette étude qu'à l'observation de la germination des spores, car, à l'heure actuelle, il n'existe pas, à ma connaissance, de technique permettant de savoir si un thalle volumineux est mort ou vivant. Du reste, même en ce cas, il serait facile d'utiliser, pour ce genre de recherches, le mode d'obtention des coefficients présenté ici. Des expériences très longues et très nombreuses m'ont permis de montrer l'influence qu'exerce sur l'action des poisons la présence des composés chimiques dits alimentaires et que la dose antigerminative d'un poison, les sels de cuivre en la circonstance, varie beaucoup suivant le sel alimentaire en présence duquel agit le poison. J'ai démontré aussi qu'un sel alimentaire minéral ou un hydrate de carbone pris isolément ne jouissaient

d'aucune propriété antitoxique et qu'il fallait adjoindre du carbone au premier et un élément minéral au second ; j'ai fait voir qu'il existait des sels organiques où, carbone et minéral étant associés, le premier sous forme d'acide, le second sous forme de base, on observait une action antitoxique très nette. J'ai même fait remarquer l'importance considérable des groupes CH^3, CH^2 et CH pour la fonction antitoxique.

J'ai compris que pour l'établissement d'un coefficient antitoxique il fallait faire intervenir les composés alimentaires minéraux, chacun isolément, si faire se pouvait, en solutions faites à un même degré de concentration. Pour cela il est nécessaire de dissoudre un gramme molécule de chaque composé dans un nombre de litres d'eau donné et toujours le même pour tous les corps antitoxiques. Rarement ces composés alimentaires pourront être expérimentés absolument seuls par suite de l'absence de carbone assimilable dans leur constitution, et le plus souvent il sera nécessaire de leur adjoindre une source de carbone assimilable. Nous avons choisi pour cet usage le glucose, quoique possédant une valeur germinatrice moins élevée que d'autres hydrates de carbone de même nature, parce qu'il n'exige pas la présence d'un enzyme et qu'il est le résultat final du dédoublement d'un grand nombre de sucres ou de glucosides. Il semblerait que le glucose et le composé minéral qui l'accompagne dussent être employés en solution de même concentration. Mais l'expérience m'a démontré que : d'une part, le mélange du glucose et d'un sel alimentaire devenait inactif dans le plus grand nombre des cas, lorsque la concentration du glucose descendait au-dessous d'un gram.-moléc. dans 10 litres d'eau, le sel étant en solution centinormale ; d'autre part, pour un certain nombre de sels minéraux ou organiques la solubilité n'est pas assez élevée pour des solutions de un gram.-moléc. dans 10 litres d'eau. Dans ces conditions, j'ai dû prendre la formule indiquée par l'expérience et faire entrer dans mes mélanges de culture le glucose en solution décinormale et les sels minéraux en solutions centinormale et inférieures.

J'ai donné dans un travail antérieur (1) cette définition du coefficient antitoxique : *le coefficient antitoxique est le rapport entre le poids d'un corps alimentaire, inoffensif ou excitateur en solution centinormale et celui d'un composé toxique en présence de la solution type de glucose* (*solution décinormale*), *lorsque apparaît l'inhibition de la germination, les autres conditions optima* (*chaleur, humidité, etc.*) *étant remplies autant que possible.*

La détermination du coefficient antitoxique devenait ainsi facile dès qu'on connaissait le poids moléculaire du composé alimentaire et le poids de sel toxique compensé. Je prenais comme exemple le nitrate de potassium dont le poids atomique est 101 et qui pour un litre de solution centinormale glucosée couvre $0^{gr},10$ de sulfate ou de nitrate de cuivre. Le coefficient antitoxique était alors $\frac{1,01}{0,10} = \frac{101}{10} = 10,1$.

Cette détermination m'avait séduit par sa simplicité, mais elle prête à la critique, comme aussi la définition ci-dessus. En effet dans ma définition très obscure j'ai mal spécifié que le poids désigné du corps alimentaire s'entendait pour la quantité du corps contenue dans un litre de solution centinormale et que le poids du composé toxique était celui de la quantité compensée rapportée à un litre de solution.

Dans ce mode de détermination du coefficient antitoxique on voit bien figurer le poids moléculaire du sel antitoxique et pas du tout celui du toxique, de sorte que ce coefficient ne serait jamais qu'une fraction du poids moléculaire du sel antitoxique. En outre, le coefficient antitoxique serait particulier à chaque sel antitoxique, et ainsi il n'y aurait pas deux sels alimentaires à avoir le même coefficient, ce qui est inadmissible ; il serait plus naturel qu'un même sel antitoxique n'eût jamais un même coefficient pour deux toxiques différents, le coefficient servant à caractériser la résistance particulière du sel alimentaire en face de chaque toxique. On ne peut prendre non plus pour établir les coefficients antitoxiques les rapports en poids moléculaire du toxique et de l'antitoxique, car on s'exposerait encore à n'avoir aucun coefficient commun.

(1) Alf. Le Renard, Essai sur la valeur antitoxique de l'aliment complet et incomplet, 1907.

CHAPITRE PREMIER

Établissement du coefficient antitoxique.

C'est ainsi que j'ai été amené, voulant faire intervenir dans le coefficient antitoxique la notion de concentration, à prendre comme base du coefficient le rapport entre le nombre de litres dans lequel est dissoute la molécule du sel antitoxique et le nombre de litres dans lequel se trouve dissoute la molécule du toxique, au moment où s'établit la compensation. Mais, étant donné que l'action de l'antitoxique est recherchée à plusieurs degrés de concentration de ce dernier, il devient nécessaire de fixer la concentration qui donnera le coefficient antitoxique type. Il semblerait logique de prendre la concentration de 1 gram.-moléc. de sel antitoxique dans 1000 litres comme base, mais nous avons appris que ces solutions millinormales n'étaient pas toujours actives au point de vue antitoxique. C'est la même raison qui empêche de prendre la solution décinormale et pourtant c'est à cette solution que devrait être donnée la préférence puisqu'on lui donne souvent en physicochimie l'épithète de normale, oubliant peut-être un peu trop que ce terme ne devrait désigner que la solution de 1 gram.-moléc. dans 1 litre. On est donc obligé de prendre comme point de départ, pour l'évaluation d'un coefficient antitoxique, la solution centinormale de l'antitoxique, et le coefficient obtenu ainsi prendra le nom de *coefficient antitoxique normal*. Tous les autres coefficients, se rapportant aux autres concentrations de solutions du sel antitoxique, ne sont plus que des coefficients relatifs à ces concentrations, ou, pour abréger, des *coefficients relatifs*.

Le coefficient antitoxique dit normal peut dès lors être défini : le rapport entre le nombre de litres dans lequel se trouve dissoute la molécule de l'antitoxique en solution centinormale (c'est-à-dire 100) et le nombre de litres dans lequel se trouve dissoute la molécule du toxique au moment où l'on atteint la dose maxima de toxique supportée, la dose limite.

On a donc ainsi une fraction qui a pour numérateur le nombre 100 et pour dénominateur un chiffre variable représentant le

nombre de litres dans lequel est dissoute la molécule du toxique. Il se trouve que ce nombre de litres de la solution toxique ainsi déterminé représente toujours soit une fraction du poids moléculaire du toxique, soit le produit de ce poids moléculaire par un certain chiffre, soit ce poids moléculaire lui-même. Dans ce dernier cas on a donc une fraction qui a pour numérateur 100 et pour dénominateur le poids moléculaire du toxique.

Quelques exemples sont nécessaires pour éclaircir ces explications.

Soient l'acétate de potassium, de poids moléculaire 97, 9 et l'acétate de cuivre, de poids moléculaire 199, 7. Un litre de la solution centinormale du premier contient ainsi $0^{gr},979$ de sel et compense $0^{gr},005$ d'acétate de cuivre, quantité qui se trouve dans un litre de la solution de 1 gram.-moléc. d'acétate de cuivre dans 39940 litres d'eau. Le rapport se trouve être $\frac{100}{39940}$ ou $\frac{1}{399,4} = 0,0025037$, coefficient antitoxique normal de l'acétate de potassium en présence de l'acétate de cuivre. On remarquera que le nombre 399, 4 représente le poids moléculaire de l'acétate de cuivre multiplié par 2. Le coefficient antitoxique est donc en fonction directe du poids moléculaire du toxique.

Cette expression du coefficient antitoxique veut donc dire que la molécule d'acétate de potassium dissoute dans un litre d'eau compense dans le cas présent la quantité de la molécule d'acétate de cuivre contenue dans un litre d'une solution d'un gram.-moléc. d'acétate de cuivre dans $399^{l},4$ d'eau. D'où on peut conclure que *le coefficient antitoxique normal est la fraction de molécule du toxique compensée par une molécule d'antitoxique, lorsque celle-ci est en solution centinormale.*

Donc, dans le cas considéré, *en multipliant le poids moléculaire du toxique par le coefficient antitoxique on obtient la quantité de toxique compensée par une molécule de l'antitoxique.* Mais il arrive aussi que la molécule du même antitoxique compense souvent une quantité de toxique variable avec la concentration de la solution antitoxique.

Soient encore l'acétate de potassium et l'acétate de cuivre ; nous savons que $0^{gr},979$ du premier compense $0^{gr},005$ du

second et que le coefficient antitoxique est 0,0025037. On a :

$$199,7 \times 0,0025037 = 0^{gr},5 ;$$

199,7 étant le poids moléculaire de l'acétate de cuivre, $0^{gr},5$ représente la quantité d'acétate de cuivre compensée par une molécule d'acétate de potassium lorsque celle-ci est en solution centinormale. En effet $0^{gr},005$ d'acétate de cuivre représentant la quantité de ce sel toxique compensée par 1/100e de molécule antitoxique il suffit de multiplier 0,005 par 100 pour savoir ce que compense la molécule antitoxique entière.

Le coefficient antitoxique normal représente encore une fraction qui, multipliée par la molécule antitoxique, donne la quantité d'antitoxique qui compense 100 litres de la solution toxique expérimentée. Soient 97,9 la molécule d'acétate de potassium et 39 940 la quantité de litres de solution d'acétate de cuivre qui, comme nous l'avons vu, correspond à cette molécule d'acétate de potassium dans 100 litres, nous avons $\frac{97,9}{39\,940} = 0^{gr},0024517$. Or, si nous multiplions le coefficient antitoxique normal relatif à ces deux sels, soit 0,0025037, par la quantité d'acétate de potassium contenue dans un litre de solution centinormale, soit 0,979, nous obtenons :

$$0,0025037 \times 0,979 = 0^{gr},0024517$$

qui représente la quantité d'acétate de potassium correspondant à un litre de la solution moléculaire toxique compensée. En multipliant par 100 les deux termes de l'égalité, on aura :

$$0,0025037 \times 97,9 = 0^{gr},24517.$$

97,9 représente le poids moléculaire de l'antitoxique et 0,24517 la quantité de cette substance qui compense 100 litres de la solution toxique expérimentée

Il suffit donc de multiplier le coefficient antitoxique par le chiffre représentant la quantité d'antitoxique contenue dans un litre de solution centinormale pour trouver la quantité d'antitoxique correspondant à un litre de la solution moléculaire toxique compensée.

De tout ce qui précède il découle que le nombre représentant

la quantité d'antitoxique correspondant à un litre de la solution moléculaire toxique compensée donne, lorsqu'il est divisé par le coefficient antitoxique, la quantité de sel alimentaire contenue dans un litre de solution centinormale :

$$\frac{0^{gr},0024517}{0,0025037} = 0^{gr},979.$$

Étant donnés ces faits, j'avais songé à prendre ce chiffre 0,00245 et les chiffres analogues comme coefficients antitoxiques, mais je ne l'ai point fait presque uniquement parce qu'il représente le quotient de deux valeurs de nature différente. Il comprend du reste le coefficient antitoxique adopté dont il est le produit par un nombre déterminé comme nous venons de le voir. Le coefficient antitoxique serait ainsi représenté par une fraction compliquée ou chiffre décimal très éloigné de l'unité. Enfin il serait difficile de comparer les coefficients des différents sels antitoxiques à une même concentration.

Il va sans dire que tout ce que je viens d'énoncer à propos d'un chiffre employé comme exemple s'applique à tous ceux qu'on obtiendrait dans les mêmes conditions, quels que soient le toxique et l'antitoxique ; pour faciliter la compréhension de l'exposé j'ai continué à raisonner sur des chiffres que l'on connaissait.

Mais revenons au coefficient antitoxique. Ce coefficient est égal au rapport des poids moléculaires du toxique et de l'antitoxique divisé par le rapport des poids métriques de ces deux composés dans un litre de la solution de culture.

On peut en déduire, connaissant le coefficient antitoxique et les poids moléculaires des deux corps, la quantité de toxique compensée par la solution centinormale de l'antitoxique. En effet cette quantité de toxique est égale à la quantité d'antitoxique contenue dans un litre de solution centinormale divisée par le rapport des poids moléculaires du toxique et de l'antitoxique divisé lui-même par le coefficient antitoxique.

Si nous prenons comme exemple le nitrate de magnésium de poids moléculaire 256,6 et le nitrate d'argent (p. m. = 170), le coefficient antitoxique étant 0,0002941, le rapport

entre les poids moléculaires est $\frac{256,6}{170} = 1,5094$, et on obtient $\frac{1,5094}{0,0002941} = 5132,26$.

Négligeant les décimales et sachant qu'il s'agit d'un litre de solution antitoxique centinormale on a $\frac{2,566}{5132} = 0^{gr},0005$ de nitrate d'argent.

On peut donc encore obtenir la quantité de toxique compensée dans les mêmes conditions en multipliant par le coefficient antitoxique la quantité d'antitoxique contenue dans un litre de solution centinormale et en divisant ce produit par le rapport des poids moléculaires du toxique et de l'antitoxique. Des calculs qui précèdent on peut en effet tirer :

$$\frac{2,566}{0,0005} = \frac{1,5094}{0,0002941}.$$

D'où $$2,566 \times 0,0002941 = 1,5094 \times 0,0005$$

et $$\frac{2,566 \times 0,0002941}{1,5094} = 0,0005.$$

Les coefficients antitoxiques marchent parallèlement aux rapports des poids du toxique et de l'antitoxique contenus dans les solutions de différentes concentrations, au moment où s'obtient la compensation.

Soient 0,0025037 le cofficient antitoxique normal de l'acétate de potassium en présence de l'acétate de cuivre et 0,0050075 et 0,001251 les coefficients relatifs aux concentrations d'un gram.-moléc. d'acétate de potassium dans 20 et 10 litres d'eau. Soit d'autre part 0,005107, 0,010214 et 0,002553 les rapports des poids du toxique et de l'antitoxique pour les solutions d'un gram.-moléc. de ce dernier, dans 100, 20 et 10 litres d'eau. Nous aurons deux séries parallèles dont les facteurs seront les mêmes pour les deux quotients différents se rapportant à une même concentration de l'antitoxique :

1 lit. de	$\frac{C^2H^3O^2K}{100} = 0^{gr},979$	c. a.	$= 0,0025037$	rap.	$= 0,005107$
—	$\frac{C^2H^3O^2K}{20} = 4^{gr},895$	c. a. $\times 2$	$= 0,0050074$	*id.* $\times 2$	$= 0,010214$
—	$\frac{C^2H^3O^2K}{10} = 9^{gr},79$	c. a. $\times 0,5$	$= 0,00125135$	*id.* $\times 0,5$	$= 0,0025533$

Ou encore, en prenant un autre exemple, le nitrate de potassium en présence de l'acétate de cuivre ;

1 lit. de	$\frac{AzO^3K}{100} = 1^{gr},012$	c. a. = 0,025037	rap. = 0,0495
—	$\frac{AzO^3K}{1\,000} = 0^{gr},1012$	c. a. × 5	*id.* × 5
—	$\frac{AzO^3K}{10\,000} = 0^{gr},01012$	c. a. × 10	*id.* × 10
—	$\frac{AzO^3K}{100\,000} = 0^{gr},001012$	c. a. × 10	*id.* × 10

Les coefficients antitoxiques représentent donc la grandeur réelle de l'action antitoxique. En effet, si on examine seulement les quantités métriques de toxique compensées, il ne saute pas aux yeux que la quantité de toxique compensée est plus élevée dans certains cas que dans d'autres. Ainsi, lorsqu'un antitoxique compense à toutes ses concentrations une quantité métrique de toxique toujours la même, il faut examiner les chose de plus près pour voir que l'action antitoxique n'est pas la même, que la valeur antitoxique augmente au fur et à mesure que diminue la concentraction.

Les coefficients antitoxiques mettent en évidence cette relation. On peut en effet constater que les coefficients antitoxiques d'un même antitoxique, en présence d'un même toxique, marchent parallèlement à la quantité de toxique compensée par un gramme d'antitoxique. Prenons toujours l'acétate de potassium et l'acétate de cuivre.

1 lit. de	$\frac{C^2H^3O^2K}{100} = 0^{gr},979 <> 0^{gr},005$	d'acétate de Cu,	soit par gr.	0,005107
—	$\frac{C^2H^3O^2K}{20} = 4^{gr},875 <> 0^{gr},05$	—	—	*id.* × 2
—	$\frac{C^2H^3O^2K}{10} = 9^{gr},79 <> 0^{gr},025$	—	—	*id.* × 0,5

Comparant ces chiffres avec les coefficients on a :

0,005107	et	0,0025037	= c. a.
× 2		× 2	
× 0,5		× 0,5	

Les chiffres de la première colonne (0,005107, etc.) ne sont autres que ceux des rapports des poids du toxique et de l'antitoxique, rapports qui suivent par conséquent la même loi et on peut énoncer :

Si on multiplie les divers coefficients d'un même sel antitoxique en présence d'un même sel toxique par une constante, la même pour tous les mélanges de ces deux sels, on obtient la quantité de sel toxique compensée dans le mélange considéré par un gramme de la substance antitoxique. Cette constante est le rapport entre les poids moléculaires du toxique et de l'antitoxique, elle se trouve être, par exemple, pour l'acétate de potassium et l'acétate de cuivre : $\frac{199,7}{97,9} = 2,0398$. Multipliant par ce facteur les coefficients donnés un peu plus haut, on a :

$$\begin{array}{lll} 0,0025037 & \times 2,0398 & = 0^{gr},005107 \\ 0,0050074 & \times \quad id. & = 0^{gr},010214 \\ 0,00125185 & \times \quad id. & = 0^{gr},002553 \end{array}$$

chiffres déjà vus et que nous savons être les rapports des poids du toxique et de l'antitoxique dans les diverses solutions.

C'est ainsi que l'établissement de la formule du coefficient antitoxique, tel que nous l'avons fait, entraîne certaines conséquences :

Si l'on divise le nombre de litres de la solution centinormale de l'antitoxique, c'est-à-dire 100, par le coefficient antitoxique normal, on obtient le nombre de litres dans lequel est dissoute la molécule du toxique. Prenons l'acétate de potassium et l'acétate, le chlorure et le nitrate de cuivre, nous aurons successivement :

$$\text{Acétate de cuivre : } \frac{100}{0,00250375} = 39\,940$$

$$\text{Chlorure de cuivre : } \frac{100}{0,000293255} = 341\,000$$

$$\text{Azotate de cuivre : } \frac{100}{0,0016903} = 11\,832$$

Ces trois nombres 39 940, 341 000 et 11 832 représentent les nombres de litres dans lesquels sont dissoutes les molécules d'acétate, de chlorure, de nitrate de cuivre pour être compensées par une molécule d'acétate de potassium dissoute dans 100 litres d'eau. Ceci est également vrai pour les coefficients antitoxiques relatifs et prend donc l'allure d'une règle générale.

Si, pour une solution centinormale d'antitoxique, on divise encore le poids du toxique compensé par un litre de cette solu-

tion par le coefficient antitoxique normal, on obtient un nombre qui mérite d'appeler l'attention.

Soit par exemple 0,0025037 le coefficient antitoxique normal de l'acétate de potassium pur pour une quantité compensée d'acétate de cuivre égale à $0^{gr},005$; divisant le second nombre par le premier, nous obtenons : 1,997. Ce chiffre est égal au poids moléculaire de l'acétate de cuivre divisé par 100 ou mieux à la quantité d'acétate de cuivre contenue dans un litre d'une solution centinormale de ce sel. D'où les déductions suivantes :

1° Connaissant le poids moléculaire du toxique et le coefficient antitoxique d'une solution d'un sel alimentaire, à une concentration donnée, il suffit, pour connaître la quantité de toxique compensée par un litre de cette solution alimentaire, de multiplier le coefficient antitoxique par le poids moléculaire du toxique divisé par le nombre de litres qui indique la concentration de l'antitoxique.

2° Connaissant le nombre de litres dans lequel se trouve dissoute la molécule du toxique et le coefficient antitoxique relatif à la solution toxique employée, il suffit, pour obtenir le nombre de litres dans lequel se trouve dissoute la molécule de cet antitoxique, de multiplier le coefficient antitoxique par le nombre de litres dans lequel se trouve dissoute la molécule toxique.

Il arrive parfois, par exemple pour le phosphate de potassium en présence des sels de cuivre, que l'accroissement des coefficients antitoxiques relatifs est inversement proportionnel à la concentration ; mais d'un autre côté, il se peut aussi que le coefficient antitoxique ne change pas lorsque, la concentration du liquide antitoxique croissant, la quantité de toxique compensée croît proportionnellement à l'augmentation de la concentration de l'antitoxique. C'est ainsi que les coefficients relatifs étant tous égaux au coefficient normal, le coefficient antitoxique peut être le même pour des concentrations variées d'un même antitoxique en présence d'un même toxique. Inversement, le coefficient antitoxique peut être le même pour des antitoxiques différents en présence d'un même toxique. Il peut alors arriver que ces antitoxiques différents aient un même coefficient, soit

lorsqu'ils sont à la même concentration (ils ont alors la même valeur antitoxique à cette concentration), soit lorsqu'ils sont à des concentrations différentes, et dans ce cas ce même coefficient indique, si l'on compare les taux de concentration, la valeur antitoxique relative des sels comparés.

Donc, dans la fraction qui détermine le coefficient antitoxique la grandeur du dénominateur étant en relation directe avec la valeur antitoxique, ce dénominateur est un multiple élevé du poids moléculaire du toxique quand le coefficient antitoxique est faible, et plus le coefficient s'élevera, plus ce dénominateur se rapprochera du poids atomique du toxique. Lorsqu'il l'aura atteint, ce qui correspond pour le toxique à une solution d'un gramme métrique dans un litre d'eau, ce sera vraiment le coefficient antitoxique moyen.

J'aurais voulu prendre ce coefficient antitoxique moyen comme coefficient normal, mais la concentration des solutions antitoxiques à laquelle on l'obtient variant avec l'antitoxique employé ou, pour un même antitoxique, suivant le toxique à compenser, il n'est pas toujours possible d'arriver à cette concentration et, dans de nombreux cas, de faire des comparaisons utiles. Il arrive du reste parfois que le coefficient moyen se confonde avec le coefficient normal : tel est le cas pour l'acétate de magnésium en présence du nitrate de cuivre.

Par opposition on pourrait désigner par coefficient antitoxique absolu celui qu'on obtiendrait avec la solution de 1 gramme d'antitoxique par litre, soit le gram.-moléc. dissous dans un nombre de litres représentant le poids moléculaire de l'antitoxique expérimenté. En pratique, ce coefficient absolu se confond sensiblement avec le coefficient normal. Nous savons, du reste, que pour toutes les concentrations de l'antitoxique on peut ramener la quantité de toxique compensée à celle que compense, dans le cas examiné, 1 gramme de l'antitoxique.

Enfin il peut se produire un cas particulier : une solution de l'antitoxique à une concentration donnée compense une solution de toxique à la même concentration ; c'est-à-dire que, lors de la compensation, le nombre de litres dans lequel se trouve dissous

1 gram.-moléc. de l'antitoxique est égal au nombre de litres dans lequel se trouve dissous 1 gram.-moléc. du toxique. Dans ce cas, il y a balance exacte entre le toxique et l'antitoxique : le coefficient antitoxique devient égal à l'unité. Il se crée ainsi une situation particulière d'équilibre physiologique qu'il serait très intéressant d'approfondir. Il me semble même pouvoir dire que, lorsque le phénomène se produit à la concentration centinormale, le corps appelé toxique ne doit plus être considéré comme tel, et on aurait ainsi un critérium pour savoir si un corps est toxique ou non. Il va sans dire qu'il en est de même, à plus forte raison, lorsque à la concentration centinormale le coefficient dépasse l'unité. On ne peut tabler sur les faits observés à des concentrations inférieures à la centinormale, car cette haute valeur du coefficient antitoxique est, pour ainsi dire, la règle pour les concentrations très faibles des sels alimentaires : la quantité de toxique supportée est presque toujours supérieure à la dose d'antitoxique.

Les chiffres qui, en multipliant le coefficient normal, servent à obtenir les coefficients relatifs, ne sont pas pris au hasard. Ils sont déterminés par des rapports de deux façons différentes suivant que les concentrations des solutions de l'antitoxique sont plus élevées que la concentration centinormale ou, au contraire, moins élevées. Dans le premier cas, le rapport a pour numérateur le nombre qui indique combien de fois la nouvelle dose de toxique compensée contient la dose de toxique compensée à la concentration centinormale de l'antitoxique ou est contenue par elle, et pour dénominateur le nombre qui indique combien de fois le nombre de litres de la nouvelle concentration est contenu dans le nombre 100. Dans le deuxième cas, le numérateur est le nombre qui indique combien de fois le nombre de litres de la nouvelle solution de l'antitoxique contient le nombre 100, et le dénominateur le chiffre qui indique combien de fois la nouvelle dose de toxique compensée est contenue dans la dose de toxique compensée à la concentration centinormale. Prenons un exemple pour chaque cas, en commençant par le premier. Soit $0^{gr},005$ la quantité d'acétate de cuivre compensée par un litre de la solution centinormale d'acétate de potas-

sium : le coefficient normal est 0,00250375. A la concentration de 1 gram.-moléc. d'acétate de potassium dans 20 litres, la quantité compensée d'acétate de cuivre devient, pour un litre d'antitoxique, $0^{gr},05$ de sel de cuivre, c'est-à-dire 10 fois plus élevée qu'à la concentration centinormale; la concentration, passant de 200 litres à 20 litres, devient 5 fois plus forte; le rapport est donc $\frac{10}{5} = 2$. Le coefficient relatif est 0,00250375 $\times$ 2 = 0,0050075, c'est-à-dire le coefficient normal multiplié par 2. A la concentration décinormale de l'acétate de potassium, la dose de toxique compensée par un litre d'antitoxique égale $0^{gr},025$, soit 5 fois celle de la concentration centinormale, la concentration est 10 fois plus forte que cette dernière; le rapport est donc $\frac{5}{10} = \frac{1}{2} = 0,5$. Le coefficient relatif de cette concentration est donc 0,00250375 $\times$ 0,5 = 0,0012518, c'est-à-dire la moitié du coefficient normal. Nous voyons donc que le facteur du coefficient normal peut être une fraction; ici elle est simple, mais elle peut être irréductible, et on en trouvera un exemple avec le sulfate de potassium comme antitoxique.

Passons à un exemple pour le deuxième cas. Soient le sulfate de potassium glucosé et le nitrate de cuivre. En solution centinormale 1 litre de sulfate de potassium compense $0^{gr},2$ de nitrate de cuivre, et le coefficient normal se trouve être ainsi 0,1656. A la concentration de 1 gram.-moléc. de sulfate de potassium dans 1000 litres, c'est-à-dire $\frac{1000}{100} = 10$, la quantité compensée de sel de cuivre par 1 litre est $0^{gr},05$, 4 fois plus faible ; le rapport sera $\frac{10}{4} = 2,5$, et le coefficient relatif 0,1656 $\times$ 2,5 = 0,414. A la concentration de 1 gram.-moléc. de sulfate de potassium dans 10000 litres, on aura $\frac{10000}{100} = 100$, et pour le sel de cuivre $\frac{0,2}{0,025} = 8$, soit le rapport $\frac{100}{8} = 12,5$; le coefficient relatif est 0,1656 $\times$ 12,5 = 2,07. Enfin, à la concentration de 1 gram.-moléc. dans 100000

litres avec $0^{gr},005$ de nitrate de cuivre compensé par litre de solution antitoxique, on a successivement $\frac{100000}{100} = 1000$, $\frac{0,2}{0,005} = 40$, $\frac{1000}{40} = 25$, et enfin $0,1656 \times 25 = 4,14$, coefficient relatif à cette dernière concentration.

En résumé, *le coefficient antitoxique normal est une fraction qui a pour numérateur l'unité et pour dénominateur la totalité, une fraction ou un multiple du poids moléculaire du toxique.*

Par suite du dosage adopté pour les toxiques dans nos expériences, il résulte que plus la quantité de toxique supportée est faible, plus le coefficient antitoxique se rapproche de sa valeur réelle. En effet, les doses faibles des toxiques sont très rapprochées les unes des autres, les doses fortes variant entre elles à partir de $0^{gr},1$ par litre de cette même quantité. Il est clair que si une dose de toxique est par exemple $0^{gr},00005$ par litre, les deux doses immédiatement en dessus et en dessous de celle-ci étant $0^{gr},0005$ et $0^{gr},000005$ par litre, la quantité réelle compensée se trouve entre $0^{gr},00005$ et $0^{gr},0005$, l'écart est alors si faible qu'on peut le considérer comme nul. Tandis que si la dose de toxique compensée se trouve être de $0^{gr},2$ dans un litre, la dose suivante non compensée étant $0^{gr},3$, la dose limite réelle se trouve comprise entre $0^{gr},2$ et $0^{gr},3$, et le coefficient antitoxique est plus ou moins approché. Ce dernier cas est plutôt rare, de sorte que les coefficients antitoxiques se trouvent rapprochés de leur valeur réelle, le plus grand écart étant le plus souvent entre les doses de $0^{gr},025$ et $0^{gr},005$ par litre.

Si j'insiste tant sur les coefficients antitoxiques, c'est qu'ils représentent la grandeur réelle de la résistance du Pénicille au toxique. On doit admettre, en effet, que la résistance est la même lorsque le champignon se trouve en présence d'une même quantité d'un même sel alimentaire, et qu'alors il supporte dans les mêmes conditions une même quantité de toxique. Si en présence d'une même quantité de sel alimentaire la quantité de toxique supportée diminue, c'est que la résistance a baissé ; cette quantité augmente-t-elle ? c'est qu'au contraire la résistance s'accroît. En apparence, par exemple, le Pénicille supporte

5000 fois plus de nitrate d'argent quand on lui donne en même temps 97gr,9 d'acétate de potassium que lorsqu'on lui en donne 0gr,979. Mais, en réalité, la résistance n'est que 50 fois plus grande, puisque la même quantité d'acétate de potassium, 1 gramme, ne compense que 50 fois plus de toxique. En effet, 0gr,979 est la centième partie de 97gr,9 ; à la quantité 0gr,979 d'acétate de potassium ne doit correspondre qu'un centième de la quantité de toxique compensée par 97gr,9 dudit sel, soit 0gr,00025 de toxique pour que la résistance du Pénicille fût égale dans les deux cas. Or il ne supporte dans le dernier cas que 0gr,000005, soit la cinquantième partie de 0gr,00025, sa résistance est donc 50 fois plus faible si on passe de 97gr,9 d'acétate de potassium à 0gr,979, ou 50 fois plus forte si on procède en sens inverse.

Les coefficients antitoxiques marquent encore la différence de résistance du Pénicille à deux sels toxiques différents en présence d'un même sel alimentaire lorsque, à la même concentration, ce dernier compense une même quantité métrique des deux sels toxiques. Ainsi le Pénicille supporte, en présence de 97gr,9 d'acétate de potassium, 0gr,0005 de chlorure de nickel et 0gr,0005 de nitrate de cobalt. Or les coefficients antitoxiques démontrent que le dernier sel est plus actif que le premier, puisque pour cette même dose de sel alimentaire la molécule de chlorure de nickel est diluée dans 259 200 litres et celle de nitrate de cobalt dans 582 400 litres. Or il est hors de doute aujourd'hui que la concentration moléculaire exerce une grande influence sur les actions toxiques. On peut donc dire que le coefficient de résistance étant basé sur la molécule devient par suite l'équivalent antitoxique, et conclure que l'expression « action antitoxique » est absolument identique à celle de résistance du Pénicille, puisque les mêmes chiffres indiquent les variations de ces deux phénomènes observés dans les mêmes conditions.

Je ne donne pas ici la technique opératoire, renvoyant pour ce point à mon travail déjà cité où elle se trouve décrite au long.

Nous allons passer maintenant à l'examen des coefficients antitoxiques normaux et relatifs d'un certain nombre de sels

alimentaires en présence de quelques sels toxiques minéraux : l'acétate de cuivre, les chlorures de cuivre, de zinc, de nickel, de cobalt, de mercure, les nitrates des mêmes métaux, sauf le nitrate de mercure remplacé par le nitrate d'argent, et le sulfate de cuivre. J'ai pris les chlorures et les nitrates, laissant de côté la plupart des sulfates, parce que les deux genres de sels expérimentés sont, les uns plus toxiques, les autres moins toxiques que les sulfates, qui leur sont ainsi intermédiaires à ce point de vue.

CHAPITRE II

COEFFICIENTS ANTITOXIQUES DES SELS ORGANIQUES ISOLÉS

Parmi les nombreux sels minéraux et organiques expérimentés absolument purs, les acétates ont seuls montré une action antitoxique permettant la germination du Pénicille et encore dans les limites que l'on verra ci-dessous, limites variables pour chacun des trois acétates antitoxiques expérimentés.

Acétate de potassium (p. m. = 97,9).

Il est à remarquer tout d'abord qu'à la concentration de 1 gram.-moléc. d'acétate de potassium dans 1 000 litres d'eau, la résistance du Pénicille aux toxiques expérimentés devient effectivement nulle, puisqu'elle est annihilée par une quantité de $0^{gr},0000005$ de toxique par litre.

D'autre part, avec les sels de cuivre, mais avec ceux-là seulement, la concentration de 1 gram.-moléc. d'antitoxique dans un litre affaiblit également la résistance des conidies au point qu'une dose de $0^{gr},00005$ de sel cuprique dans un litre arrête encore leur germination.

Prenons séparément chacun des toxiques et voyons comment se comporte le Pénicille avec chacun d'eux.

En présence du bichlorure de mercure le champignon ne se montre résistant qu'aux fortes concentrations de l'acétate de potassium, et sa résistance ne baisse pas trop rapidement : la

dose supportée étant 10 000 fois plus faible pour une concentration de l'antitoxique 100 fois moins forte suppose une résistance seulement 10 fois plus faible.

Il est surprenant de voir la dose de nitrate d'argent supportée par le Pénicille quand l'acétate de potassium est en solution normale, mais cette résistance cède assez brusquement, et pour une concentration 100 fois plus faible la résistance est 50 fois plus faible : c'est le seul exemple de ce genre que nous ayons avec l'acétate de potassium.

Les nitrates de nickel et de cobalt se comportent de même manière, c'est-à-dire qu'avec la solution normale de l'acétate la résistance du Pénicille est la même qu'avec la solution centinormale, mais il faut se rappeler que le nitrate de cobalt est 10 fois plus toxique que le nitrate de nickel et qu'il est même le plus actif des poisons expérimentés. Le nitrate de zinc a une marche analogue, il en diffère cependant par ce fait qu'à la concentration normale de l'acétate potassique celui-ci est 5 fois plus antitoxique qu'à la concentration centinormale, faisant alors un écart qui sépare nettement l'azotate de nickel de l'azotate de zinc.

Le chlorure de zinc s'identifie presque avec le chlorure de nickel, c'est-à-dire que le Pénicille voit sa résistance diminuer avec la concentration du milieu antitoxique, mais tandis qu'avec le chlorure de nickel cette diminution s'accroît avec la concentration, avec le chlorure de zinc elle n'est que peu modifiée par la même circonstance. Quant au chlorure de cobalt, il se rapproche du nitrate du même minéral, le Pénicille supportant une même dose de toxique aux concentrations normale et centinormale de l'antitoxique, avec un maximum de résistance à la concentration décinormale.

Avec le nitrate de cuivre le coefficient se comporte tout autrement. Nous le voyons constamment diminuer de valeur à mesure qu'augmente la concentration de l'antitoxique. Deux fois et demie plus petit que le coefficient normal pour la concentration de 1 gramme-molécule d'antitoxique dans 20 litres, il devient 5 fois plus petit quand 1 gram.-moléc. du même antitoxique est dissous dans 10 litres d'eau ; la concentration normale est donc alors la concentration optima.

Le sulfate de cuivre modifie de même le coefficient antitoxique, qui diminue progressivement avec la concentration : il devient cinq fois, puis dix fois plus faible quand la concentration devient cinq fois et dix fois plus forte : c'est le premier exemple bien net où nous voyions la concentration et la résistance marcher constamment en proportion inverse. Il est du reste à remarquer que ce résultat est dû à la constance du chiffre marquant la quantité métrique de toxique compensée. Le coefficient antitoxique permet de s'apercevoir que la résistance du champignon est de moins en moins prononcée à mesure qu'augmente la concentration, bien qu'il n'y ait toujours en apparence qu'une même quantité de toxique compensée.

En présence de l'acétate de cuivre, la résistance augmente jusqu'à un certain degré de concentration du liquide antitoxique : à la concentration de 1 gram.-moléc. d'acétate de potassium dans 20 litres elle est double de celle qu'on observe à la concentration centinormale de l'antitoxique : mais elle est quadruple de la résistance présentée avec la solution de 1 gram.-moléc. d'antitoxique dans 10 litres. La concentration de 1 gram.-moléc. d'antitoxique dans 20 litres procurant le maximum de résistance est la concentration optima.

Ce même antitoxique se comporte à peu près de même en présence du chlorure de cuivre. Nous retrouvons la même concentration optima, mais la dose de chlorure de cuivre supportée à cette concentration est environ 100 fois moins élevée que celle d'acétate de cuivre et nous observons une différence en ce sens à toutes les concentrations de l'antitoxique. Cette réserve faite, nous voyons qu'ici aussi la résistance du Pénicille est la même avec les concentrations décinormale et centinormale de l'antitoxique.

D'où on peut conclure que dans ce milieu en concentration centinormale la résistance du champignon se trouve être au maximum avec le nitrate de cuivre, au minimum avec le nitrate de cobalt, qui voisine immédiatement avec le bichlorure de mercure et le nitrate d'argent.

A la concentration de 1 gram.-moléc. d'acétate de potassium dans 10 litres, l'ordre de toxicité n'est guère changé, cependant le nitrate d'argent est moins toxique, les chlorures de nickel et de

TABLEAU I. — **Acétate de potassium** (p. m. = 97,9).

Acétate de potass. dans 1 litre.			
	$HgCl^2 = 271,2$		
97gr,9	0gr,005	0,0001843	= c. n. × 10
9gr,79	0gr,0005	—	—
0gr,979	0gr,0000005	0,00001843	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		
	$ZnCl^3 = 136,3$		
97gr,9	0gr,005	0,00003668	= c. n. × 0,1
9gr,79	0gr,0005	—	—
0gr,979	—	0,0003668	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		
	$NiCl^2 = 129,6$		
97gr,9	0gr,0005	0,000003858	= c. n. × 0,01
9gr,79	—	0,00003858	= c. n. × 0,1
0gr,979	—	0,0003858	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		
	$CoCl^2 = 129,9$		
97gr,9	0gr,0005	0,000003852	= c. n.
9gr,79	—	0,00003852	= c. n. × 10
0gr,979	0gr,000005	0,000003852	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		
	$CuCl^2 = 170,5$		
97gr,9	Résult. nég. av. 0gr,00005 de sel toxique.		
9gr,79	0gr,005	0,0002932	= c. n.
4gr,895	—	0,0005864	= c. n. × 2
0gr,979	0gr,0005	0,0002932	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		
	$Ac^2Cu = 199,7$		
97gr,9	Résult. nég. av. 0gr,00005 de sel toxique.		
9gr,79	0gr,025	0,001251	= c. n. × 0,5
4gr,895	0gr,05	0,0050075	= c. n. × 2
0gr,979	0gr,005	0,002503	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		

Acétate de potass. dans 1 litre.			
	$Ag(NO^3)^2 = 170$		
97gr,9	0gr,025	0,000147	= c. n. × 50
9gr,79	0gr,0005	0,00002941	= c. n. × 10
0gr,979	0gr,000005	0,000002941	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		
	$Zn(NO^3)^2 = 297,6$		
97gr,9	0gr,025	0,00008484	= c. n. × 5
9gr,79	0gr,005	0,000168	= c. n. × 10
0gr,979	0gr,0005	0,0000168	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		
	$Ni(NO^3)^2 = 290,9$		
97gr,9	0gr,005	0,00001718	= c. n.
9gr,79	—	0,0001718	= c. n. × 10
0gr,979	0gr,00005	0,00001718	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		
	$Co(NO^3)^2 = 291,2$		
97gr,9	0gr,0005	0,000001717	= c. n.
9gr,79	—	0,00001717	= c. n. × 10
0gr,979	0gr,00005	0,000001717	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,000005 de sel toxique.		
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$		
97gr,9	Résult. nég. av. 0gr,00005 de sel toxique.		
9gr,79	0gr,05	0,0016903	= c. n. × 0,2
4gr,895	—	0,0033806	= c. n. × 0,4
0gr,979	0gr,025	0,008451	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		
	$SO^4Cu = 249,7$		
97gr,9	Résult. nég. av. 0gr,00005 de sel toxique.		
9gr,79	0gr,005	0,00020024	= c. n. × 0,1
4gr,895	—	0,0004004	= c. n. × 0,2
0gr,979	—	0,0020024	= c. n.
0gr,0979	Résult. nég. av. 0gr,00000005 de sel toxique.		

OBSERVATION. — L'abréviation c. n. désigne le coefficient antitoxique normal auquel se rapportent tous les autres. Toutes les quantités désignées de sel antitoxique ou toxique se rapportent à un litre.

cobalt le sont davantage. Enfin à la concentration de 1 gram.-moléc. dans un litre, la disposition précédente s'accentue à tel point que le nitrate d'argent se montre le moins actif sur le Pénicille et il est à remarquer que les sels se groupent par métal, les chlorures se rapprochant des nitrates, les suivant, sauf pour le nitrate de cobalt qui se montre le plus actif quel que soit le degré de concentration de l'antitoxique.

D'une manière générale la concentration décinormale de l'antitoxique est celle qui est la plus favorable avec les toxiques, particulièrement avec les nitrates (sauf le nitrate de cuivre) comme l'indique le facteur (le plus souvent 10) du coefficient relatif à cette concentration.

Acétate d'ammonium (p. m. = 76, 87).

Dans la majorité des cas, l'accroissement de la concentration du sel alimentaire entraîne la diminution de la résistance du Pénicille, sauf cependant d'une part avec le chlorure et le nitrate de cobalt où la résistance ne change pas, et d'autre part avec le nitrate de nickel où au contraire le champignon résiste mieux quand la concentration de l'acétate d'ammonium est plus élevée : la concentration centinormale de ce dernier sel se montre donc partout, sauf avec le nitrate de nickel, la concentration optima, puisque, même quand l'action de l'antitoxique se poursuit à une concentration de ce sel inférieure à la centinormale, les coefficients de résistance afférents à cette concentration minima sont égaux ou inférieurs au coefficient antitoxique normal.

Les chlorures de mercure et de nickel se comportent de même manière avec l'écart que comporte entre les coefficients la plus grande toxicité du premier de ces deux sels. Les nitrates d'argent et de cobalt se rapprochent des deux chlorures précédents, mais à la concentration centinormale de l'antitoxique la résistance du Pénicille est bien plus faible en présence des nitrates, notamment du nitrate de cobalt, qui se montre ainsi le plus actif des sels toxiques. Le chlorure de cobalt et le nitrate de nickel font voir qu'avec eux le champignon est plus résistant quand l'acétate d'ammonium est en concentration décinormale que lorsqu'il est en solution centi-

TABLEAU II. — **Acétate d'ammonium** (p. m. = 76,87).

Acétate d'ammonium dans 1 litre.			
		$HgCl^2 = 271,2$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,0005	0,00001843	= c. n. × 0,01
0gr,7687	0gr,005	0,001843	= c. n.
0gr,07687		R. n.	
		$ZnCl^2 = 136,3$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,005	0,0003868	= c. n. × 0,1
0gr,7687	—	0,003868	= c. n.
0gr,07687		R. n.	
		$NiCl^2 = 129,6$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,0005	0,00003858	= c. n. × 0,01
0gr,7687	0gr,005	0,003858	= c. n.
0gr,07687		R. n.	
		$CoCl^2 = 129,9$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,005	0,0003852	= c. n.
0gr,7687	0gr,0005	0,0003852	= c. n.
0gr,07687		R. n.	
		$CuCl^2 = 170,5$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,025	0,001466	= c. n. × 0,5
0gr,7687	0gr,005	0,002932	= c. n.
0gr,07687		R. n.	
0gr,007687		R. n.	
		$Ac^2Cu = 199,7$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,025	0,001251	= c. n. × 0,5
0gr,7687	0gr,005	0,002503	= c. n.
0gr,07687	0gr,0005	0,0002503	= c. n. × 0,1
0gr,007687		R. n.	

Acétate d'ammonium dans 1 litre.			
		$Ag(NO^3)^2 = 170$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,0005	0,00002941	= c. n. × 0,1
0gr,7687	—	0,0002941	= c. n.
0gr,07687		R. n.	
0gr,007687		R. n.	
		$Zn(NO^3)^2 = 297,6$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,025	0,00084	= c. n. × 0,1
0gr,7687	—	0,0084	= c. n.
0gr,07687		R. n.	
0gr,007687		R. n.	
		$Ni(NO^3)^2 = 290,9$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,005	0,0001718	= c. n. × 10
0gr,7687	0gr,00005	0,00001718	= c. n.
0gr,07687		R. n.	
0gr,007687		R. n.	
		$Co(NO^3)^2 = 291,2$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,0005	0,00001717	= c. n.
0gr,7687	0gr,00005	0,00001717	= c. n.
0gr,07687		R. n.	
0gr,007687		R. n.	
		$Cu(No^3)^2 = 295,8$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,025	0,000845	= c. n. × 0,5
0gr,7687	0gr,005	0,00169	= c. n.
0gr,07687	0gr,0005	0,00169	= c. n.
0gr,007687		R. n.	
		$So^4Cu = 249,7$	
76gr,87		R. n.	
7gr,687	0gr,025	0,001002	= c. n. × 0,5
0gr,7687	0gr,005	0,002004	= c. n.
0gr,07687		R. n.	
0gr,007687		R. n.	

OBSERVATION. — R. n. signifie résultat négatif obtenu avec 0gr,0000005 de sel toxique.

normale ; mais à ce moment le premier toxique s'écarte du second en ce que la dose supportée de ce dernier est bien moins forte que celle du premier. Le nitrate de nickel se montre alors aussi toxique que le nitrate de cobalt. Le chlorure de zinc est intermédiaire comme action entre les toxiques précédents et ceux qui vont suivre. Cette action est un peu plus prononcée en présence de la concentration centinormale de l'antitoxique qu'en présence de la concentration décinormale.

Quant aux sels de cuivre expérimentés, ils forment un groupe homogène par l'uniformité de leur action ; la résistance du Pénicille est un peu plus faible avec la concentration décinormale qu'avec les autres, mais le fait le plus saillant de de l'histoire des sels de cuivre est, comme nous l'avons déjà signalé, l'apparition d'une résistance du Pénicille au nitrate et à l'acétate de cuivre en présence de 1 gram.-moléc. d'acétate d'ammonium dans 1000 litres d'eau. Ce fait rapproche l'acétate d'ammonium de l'acétate de potassium.

Enfin le nitrate de zinc, le moins toxique des sels minéraux employés, peut se comparer aux sels de cuivre quand l'antitoxique est en solution décinormale, mais il s'en éloigne, quand celui-ci est en solution centinormale, par la grandeur de son coefficient de résistance.

Donc le Pénicille est ici aussi plus sensible au nitrate de cobalt qu'à tout autre sel, même au bichlorure de mercure et au nitrate d'argent, et c'est encore avec le nitrate de zinc que le champignon offre le maximum de résistance.

Acétate de magnésium (p. m. = 214).

La solubilité assez peu considérable de l'acétate de magnésium ne m'a pas permis d'expérimenter ce composé en solution normale. De plus les solutions de 1 gram.-moléc. d'acétate de magnésium dans 1000, 10000 et 100 000 litres ne procurent aucune résistance au Pénicille. Le champ d'observation est donc limité aux deux concentrations de 1 gram.-moléc. d'antitoxique dans 10 et dans 100 litres.

On peut alors remarquer tout d'abord que le champignon peut supporter en présence de l'acétate de magnésium des quantités de toxique bien plus considérables qu'avec les acétates

TABLEAU III. — **Acétate de magnésium** (p. m. = 214).

Acétate de magnésium dans 1 litre.		
		$HgCl^2 = 271,2$
21gr,4	0gr,0005	0,00001843 = c. n. × 0,1
2gr,14	—	0,0001843 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.
		$ZnCl^2 = 136,3$
21gr,4	0gr,1	0,007386 = c. n. × 2
2gr,14	0gr,005	0,003668 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.
		$NiCl^2 = 129,6$
21gr,4	0gr,1	0,0077138 = c. n. × 2
2gr,14	0gr,005	0,0038564 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.
		$CoCl^2 = 129,9$
21gr,4	0gr,2	0,01539 = c. n. × 0,8
2gr,14	0gr,005	0,019245 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.
		$CuCl^2 = 170,5$
21gr,4	0gr,5	0,0029325 = c. n. × 10
2gr,14	0gr,0005	0,00029325 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.
		$Ac^4Cu = 199,7$
21gr,4	0gr,1	0,005007 = c. n. × 2
2gr,14	0gr,005	0,002503 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.

Acétate de magnésium dans 1 litre.		
		$Ag(NO^3)^2 = 170$
21gr,4	0gr,0005	0,00002941 = c. n. × 0,1
2gr,14	—	0,0002941 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.
		$Zn(NO^3)^2 = 297,6$
21gr,4	0gr,005	0,000168 = c. n.
2gr,14	0gr,0005	0,000168 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.
		$Ni(NO^3)^2 = 290,9$
21gr,4	0gr,025	0,000859 = c. n. × 50
2gr,14	0gr,00005	0,00001718 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.
		$CO(NO^3)^2 = 291,2$
21gr,4	0gr,1	0,003771 = c. n. × 2,25
2gr,14	0gr,0005	0,001717 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.
		$Cu(NO^3)^2 = 295,8$
21gr,4	0gr,1	0,00338 = c. n. × 0,4
2gr,14	0gr,025	0,0084516 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.
		$So^4Cu = 249,7$
21gr,4	0gr,1	0,004008 = c. n. × 2
2gr,14	0gr,005	0,002004 = c. n.
0gr,214		R. n.
0gr,0214		R. n.
0gr,00214		R. n.

OBSERVATION. — Pour la signification des lettres R. n. voir la remarque du tableau I.

de potassium et d'ammonium. Une restriction doit cependant être faite pour le bichlorure de mercure et le nitrate d'argent dont la puissance toxique n'est guère influencée par le changement de milieu nutritif.

A la concentration centinormale de l'acétate de magnésium la résistance du Pénicille est sensiblement la même qu'avec l'un ou l'autre des deux acétates alimentaires précédemment expérimentés. Le nitrate de zinc montre ici une toxicité relativement plus considérable qu'en présence des deux autres acétates et prend la troisième place comme puissance de toxicité. Il est suivi par le nitrate de nickel qui est plus toxique que lui à la concentration centinormale de l'antitoxique. Le chlorure de cuivre et le nitrate de cobalt viennent ensuite, puis les chlorures de zinc et de nickel, l'acétate et le sulfate de cuivre; ces trois derniers sels étant compensés en mêmes quantités métriques à chaque concentration de l'antitoxique, ce sont les coefficients de résistance qui indiquent leur degré de toxicité relative. Le nitrate de cuivre se rapproche d'eux et n'en diffère que par sa moindre toxicité à la concentration centinormale de l'antitoxique. Enfin le chlorure de cobalt est le moins toxique de tous, propriété que nous retrouverons plus loin avec un autre sel antitoxique de magnésium, le nitrate de magnésium.

CHAPITRE III

RÉSISTANCE DU PÉNICILLE AVEC LES SELS ORGANIQUES GLUCOSÉS

Nous savons que les sels minéraux employés isolément sont incapables de fournir au Pénicille un moyen de résistance aux toxiques, ils n'agissent qu'en présence du glucose. La grande majorité des sels organiques non toxiques, je devrais dire presque tous, se comportent de même : il est nécessaire de leur adjoindre du glucose pour qu'ils soient antitoxiquement actifs. Parmi ces sels d'acides organiques, certains sont plus intéressants par suite de leur constitution chimique : tels sont, par exemple, les formiates qui représentent le radical acide

CO^2H, combiné avec une base, radical que nous avons déjà vu dans l'acide acétique et les acétates où le groupe CH^3 jouait le rôle du glucose comme source de carbone. Et de même que nous n'avons pas tenu compte du groupe CH^3 dans l'étude des coefficients des acétates pris isolément, de même ici, pour l'étude de la résistance aux toxiques en présence des sels organiques associés au glucose, nous ne tiendrons pas compte de la présence de ce dernier composé. Pour ne pas le répéter plus loin, je dis tout de suite qu'il sera fait de même avec les sels minéraux glucosés. Ajoutons que, pour abréger l'étude de ces sels organiques glucosés, ils ne seront expérimentés qu'avec les sels de cuivre.

Formiate de potassium glucosé.

La résistance du Pénicille aux sels de cuivre suit, dans ce mélange, la même marche en présence de l'acétate, du chlorure et du sulfate de cuivre. Cette résistance, d'abord la même aux concentrations centinormale et millinormale de l'antitoxique, croît ensuite en proportion inverse de la concentration du sel alimentaire pour devenir cent fois plus grande à la concentration de 1 gram-moléc. de formiate de potassium dans 100 000 litres qu'à

Tableau IV. — **Formiate de potassium** p. m. = 84 **et glucose.**

Formiate de potassium dans 1 litre.			
	$Ac^2Cu = 199,7$		
0gr,84	0gr,005	0,002503	= c. n.
0gr,084	0gr,0005	—	—
0gr,0084	—	0,02503	= c. n. × 10
0gr,00084	—	0,2503	= c. n. × 100
	$CuCl^2 = 170,5$		
0gr,84	0gr,005	0,002932	= c. n.
0gr,084	0gr,0005	—	—
0gr,0084	—	0,02932	= c. n. × 10
0gr,00084	—	0,2932	= c. n. × 100
	$SO^4Cu = 249,7$		
0gr,84	0gr,005	0,002004	= c. n.
0gr,084	0gr,0005	—	—
0gr,0084	—	0,02004	= c. n. × 10
0gr,00084	—	0,2004	= c. n. × 100
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$		
0gr,84	0gr,025	0,008451	= c. n.
0gr,084	0gr,005	0,01690	= c. n. × 2
0gr,0084	—	0,1690	= c. n. × 20
0gr,00084	—	1,690	= c. n. × 200

celle de 1 gram.-moléc. dans 100 litres. Avec le nitrate de cuivre

la résistance est plus grande à toutes les concentrations. Environ cinq fois plus élevée que partout ailleurs pour la concentration centinormale de l'antitoxique, elle se double encore dès la concentration millinormale et devient ainsi deux cents fois plus considérable à la plus faible concentration de l'antitoxique qu'à la plus forte.

En somme les coefficients antitoxiques indiquent ainsi la résistance réelle vis-à-vis de chaque toxique compensé en même quantité métrique et permettent de ranger ces toxiques dans l'ordre d'activité décroissante qui suit : sulfate, acétate, chlorure et nitrate.

Formiate d'ammonium glucosé.

En présence de l'acétate et du sulfate de cuivre la résistance du Pénicille croît en raison inverse de la concentration du formiate. Les quantités métriques compensées de ces deux toxiques marchent parallèlement en toutes les concentrations de l'antitoxique et la différence se trouve dans la quantité moléculaire qui fait que le sulfate de cuivre est plus toxique que l'acétate. Le formiate d'ammonium compense une quantité métrique de

TABLEAU V. — **Formiate d'ammonium** (p. m. = 63) **et glucose.**

Formiate d'ammonium dans 1 litre.		
	$Ac^2Cu = 199,7$	
0gr,63	0gr,005	0,002503 = c. n.
0gr,063	—	0,02503 = c. n. × 10
0gr,0063	—	0,2503 = c. n. × 100
0gr,00063	—	2,503 = c. n. × 1000
	$CuCl^2 = 170,5$	
0gr,63	0gr,0005	0,0002932 = c. n.
0gr,063	0gr,005	0,02932 = c. n. × 100
0gr,0063	—	0,2932 = c. n. × 1000
0gr,00063	0gr,0005	— —
	$SO^4Cu = 249,7$	
0gr,63	0gr,005	0,0020024 = c. n.
0gr,063	—	0,020024 = c. n. × 10
0gr,0063	—	0,20024 = c. n. × 100
0gr,00063	—	2,0024 = c. n. × 1000
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$	
0gr,63	0gr,005	0,00169 = c. n.
0gr,063	—	0,0169 = c. n. × 10
0gr,0063	0gr,025	0,8451 = c. n. × 500
0gr,00063	—	8,451 = c. n. × 5000

nitrate de cuivre identique à celles du sulfate et de l'acétate cupriques, mais seulement quand la concentration de l'antitoxique est centinormale et millinormale; il procure, avec le nitrate de cuivre, plus de résistance au Pénicille dans les concentrations inférieures de l'antitoxique où il compense métriquement cinq fois plus de toxique que dans les deux concentrations plus fortes, augmentant dynamiquement cinq cents et cinq mille fois la résistance observée à la concentration centinormale du formiate.

Le minimum de résistance se rencontre avec le chlorure de cuivre quand la concentration du formiate est centinormale; la résistance s'accroît aux deux concentrations suivantes, atteignant le niveau observé avec les trois autres sels de cuivre pour rester stationnaire quand la concentration de l'antitoxique diminue, devenant la concentration minima expérimentée; il est vrai qu'à ce moment la quantité métrique de chlorure de cuivre compensée est la même qu'avec la concentration centinormale, rappelant ce qu'on a vu avec l'acétate et le sulfate de cuivre. D'autre part il existe ainsi une concentration optima comme avec le nitrate de cuivre.

Ces restrictions faites, on peut dire que le maximum de résistance du champignon coïncide avec la plus faible concentration du formiate d'ammonium.

Formiate de magnésium glucosé.

Le remplacement du potassium et de l'ammonium par le magnésium modifie complètement les résultats. Avec le magnésium la résistance du champignon est augmentée considérablement à la concentration centinormale de l'antitoxique. L'action du formiate d'ammonium différait à peine de celle du formiate de potassium; le premier un peu plus actif que le second; mais ici l'action antitoxique s'affirme plus énergiquement, les quantités compensées de sels toxiques étant, à la concentration centinormale du formiate de magnésium, par comparaison avec le formiate de potassium, 8 fois plus élevées pour le nitrate de cuivre, 40 fois pour l'acétate, 20 fois pour le chlorure et le sulfate. Si on rapproche le formiate de magnésium du formiate d'ammonium, tous deux en concentration centinormale, la

quantité compensée de chlorure de cuivre n'est pas moins de deux cents fois plus élevée avec le premier formiate qu'avec le second.

Avec le formiate de magnésium le champignon se comporte de même pour le chlorure, le sulfate, l'acétate de cuivre, comme l'indiquent les facteurs du coefficient normal. La résistance cède

TABLEAU VI. — **Formiate de magnésium** (p. m. = 150) **et glucose.**

Formiate de magnésium dans 1 litre.		
	$CuCl^2 = 170,5$	
1gr,50	0gr,1	0,058651 = c. n.
0gr,150	0gr,005	0,029325 = c. n. × 0,5
0gr,015	—	0,29325 = c. n. × 5
0gr,0015	—	2,9325 = c. n. × 50
	$Ac^2Cu = 199,7$	
1gr,50	0gr,2	0,10015 = c. n.
0gr,150	0gr,005	0,02503 = c. n. × 0,25
0gr,015	—	0,2503 = c. n. × 2,5
0gr,0015	—	2,503 = c. n. × 25
	$SO^4Cu = 249,7$	
1gr,50	0gr,1	0,040048 = c. n.
0gr,150	0gr,005	0,020024 = c. n. × 0,5
0gr,015	—	0,20024 = c. n. × 5
0gr,0015	—	2,0024 = c. n. × 50
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$	
1gr,50	0gr,2	0,067613 = c. n.
0gr,150	0gr,05	0,169 = c. n. × 2,5
0gr,015	0gr,025	0,8451 = c. n. × 12,5
0gr,0015	0gr,005	1,69 = c. n. × 25

momentanément au-dessous de la concentration centinormale de l'antitoxique, sauf en présence du nitrate de cuivre, puis remonte progressivement jusqu'à la concentration minima du formiate où elle dépasse fortement celle procurée par la concentration centinormale.

A cette dernière concentration la résistance du champignon à l'acétate et au nitrate de cuivre est, comme nous l'avons vu, considérable ; ces deux toxiques sont alors compensés en même quantité métrique, mais le premier, à ce moment moins toxique que le second, en diffère en ce qu'il y a avec lui abaissement de la résistance à la concentration millinormale du formiate, alors qu'au contraire avec le nitrate cette résistance s'accroît. Mais finalement, à la concentration minima de l'antitoxique, les quantités métriques compensées redeviennent les mêmes pour ces

deux toxiques et alors l'acétate de cuivre reparaît moins toxique que le nitrate.

Le minimum de résistance du Pénicille aux toxiques s'observe donc à la concentration millinormale du formiate de magnésium (sauf avec le nitrate de cuivre où il correspond à la concentration centinormale) et le maximum à la concentration minima expérimentée.

Acétate de potassium glucosé.

L'adjonction du glucose à l'acétate de potassium, comme du reste à tous les autres acétates, a pour effet de permettre au Pénicille de résister aux poisons minéraux dans des solutions d'acétates inférieures à la concentration centinormale. Cependant, en dehors de ce point, il est des cas où la présence du glucose ne modifie pas le pouvoir antitoxique de l'acétate de

Tableau VII. — **Acétate de potassium** (p. m. = 97,9) **et glucose.**

Acétate de potassium dans 1 litre.			
	$Ac^2Cu = 199,7$		
9gr,79	0gr,05	0,002503	= c. n. × 0,2
0gr,979	0gr,025	0,012518	= c. n.
0gr,0979	0gr,005	0,02503	= c. n. × 2
0gr,00979	—	0,2503	= c. n. × 20
0gr,000979	—	2,503	= c. n. × 200
	$CuCl^2 = 170,8$		
0gr,979	0gr,005	0,0029325	= c. n.
0gr,0979	0gr,0005	—	—
0gr,00979	—	0,029325	= c. n. × 10
0gr,000979	—	0,29325	= c. n. × 100
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$		
0gr,979	0gr,025	0,008451	= c. n.
0gr,0979	0gr,005	0,0169	= c. n. × 2
0gr,00979	—	0,169	= c. n. × 20
0gr,000979	—	1,69	= c. n. × 200
	$SO^4Cu = 249,7$		
0gr,979	0gr,025	0,0020024	= c. n.
0gr,0979	—	0,020024	= c. n. × 10
0gr,00979	—	0,20024	= c. n. × 100
0gr,000979	0gr,0005	—	—

potassium : en solution centinormale il en est ainsi avec le sulfate et le nitrate de cuivre. La résistance se trouve au contraire augmentée par la présence du glucose avec l'acétate de cuivre, où elle devient dix fois plus forte.

Le sulfate de cuivre diffère des deux derniers sels cupriques

précédents en ce qu'à la concentration minima expérimentée de l'antitoxique la résistance reste stationnaire. Avec le chlorure de cuivre cet état stationnaire se produit à la concentration millinormale de l'acétate de potassium à partir de laquelle la résistance croît en raison inverse de la concentration.

Le minimum de résistance correspond donc au maximum de concentration expérimenté de l'antitoxique et le maximum de résistance au minimum de concentration.

La comparaison du formiate de potassium et de l'acétate de potassium, tous deux glucosés, révèle également des faits intéressants. Tout d'abord on remarque que la substitution de l'acide formique à l'acide acétique ne change en rien les coefficients antitoxiques avec le chlorure et le nitrate de cuivre.

Avec le sulfate de cuivre les coefficients antitoxiques de l'acétate de potassium pour les concentrations de 1 gram.-moléc. de ce sel dans 1 000 et 10 000 litres sont seuls changés, devenant dix fois plus élevés que ceux du formiate de potassium aux mêmes concentrations. Avec l'acétate de cuivre les modifications sont un peu plus grandes; le coefficient antitoxique est à toutes les concentrations beaucoup plus élevé avec l'acétate de potassium. A la concentration de 1 gram.-moléc. dans 100 000 litres, l'acétate de potassium montre le Pénicille dix fois plus résistant qu'avec le formiate de potassium à la même concentration. A la concentration centinormale le champignon l'est cinq fois plus avec l'acétate de potassium qu'avec le formiate; à la concentration inférieure (1 gram.-moléc. dans 10 000 litres) le coefficient relatif est dix fois plus petit pour le formiate que pour l'acétate de potassium. A part ces différences dans ses valeurs, le coefficient antitoxique de l'acétate et du formiate de potassium s'accroît dans les concentrations inférieures de ces deux sels alimentaires en proportion régulièrement inverse de la concentration. En résumé, c'est seulement en présence de l'acétate de cuivre que le remplacement du groupe formique par le groupe acétique fait sentir son influence en augmentant la résistance du champignon.

Acétate d'ammonium glucosé.

L'observation la plus superficielle montre que la résistance

s'accroît partout en raison inverse de la concentration de l'acétate d'ammonium; et comme à tous ses degrés de concentration cet acétate compense toujours la même quantité métrique de sel de cuivre et cela avec tous les sels cupriques, la résistance est mesurée directement par les coefficients antitoxiques dont la grandeur indique la portion moléculaire des toxiques entrant en jeu. C'est ainsi que le chlorure de cuivre se montre le moins toxique, puis viennent successivement l'acétate, le sulfate et enfin le nitrate de cuivre.

Tableau VIII. — **Acétate d'ammonium** (p. m. = 76,87) **et glucose.**

Acétate d'ammonium dans 1 litre.			
	$Ac^2Cu = 199,7$		
0gr,7687	0gr,005	0,002503	= c. n.
0gr,07687	—	0,02503	= c. n. × 10
0gr,007687	—	0,2503	= c. n. × 100
0gr,0007687	—	2,503	= c. n. × 1000
	$CuCl^2 = 170,5$		
0gr,7687	0gr,005	0,00293	= c. n.
0gr,07687	—	0,0293	= c. n. × 10
0gr,007687	—	0,293	= c. n. × 100
0gr,0007687	—	2,93	= c. n. × 1000
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$		
0gr,7687	0gr,005	0,00169	= c. n.
0gr,07687	—	0,0169	= c. n. × 10
0gr,007687	—	0,169	= c. n. × 100
0gr,0007687	—	1,69	= c. n. × 1000
	$SO^4Cu = 249,7$		
0gr,7687	0gr,005	0,0020024	= c. n.
0gr,07687	—	0,020024	= c. n. × 10
0gr,007687	—	0,20024	= c. n. × 100
0gr,0007687	—	2,0024	= c. n. × 1000

La comparaison avec l'acétate d'ammonium employé pur montre qu'à la concentration centinormale de l'antitoxique, l'influence du glucose est nulle, et cela quel que soit le sel de cuivre. A la concentration immédiatement inférieure (1 gram.-moléc. d'acétate d'ammonium dans 1 000 litres), la seule qu'on puisse encore envisager en présence de tous les sels de cuivre du côté de l'acétate d'ammonium sans glucose, la présence de ce dernier amène des modifications profondes. En présence du nitrate et de l'acétate de cuivre l'addition de glucose décuple la résistance du Pénicille. Mais le fait le plus intéressant est l'apparition de la résistance de ce champignon au chlorure et

au sulfate de cuivre pour cette même concentration de l'antitoxique et à tous les sels cupriques pour les concentrations inférieures.

La comparaison du formiate et de l'acétate d'ammonium glucosés montre que la résistance à l'acétate et au sulfate de cuivre est identique dans toutes les concentrations des deux antitoxiques.

A la concentration centinormale la résistance est dix fois moindre avec le formiate d'ammonium en présence du chlorure de cuivre; elle redevient la même aux deux concentrations qui suivent, puis à la concentration la plus inférieure l'acétate d'ammonium l'emporte de nouveau sur le formiate et cette différence se traduit par une résistance dix fois plus grande avec le premier qu'avec le second. En présence du nitrate de cuivre la résistance se modifie aux deux concentrations les plus faibles des antitoxiques de telle sorte que le formiate d'ammonium devient alors bien supérieur à l'acétate de la même base.

Acétate de magnésium glucosé.

Je n'ai pu établir les coefficients de résistance pour l'acétate de magnésium additionné de glucose qu'aux plus faibles concentrations, par suite de l'emploi de solutions toxiques ne contenant pas de doses comparables à celles employées jusqu'ici. N'ayant pas de coefficient normal, je n'ai pu faire de comparaison et poser des coefficients relatifs. Pour les mêmes raisons nous n'avons pas fait de rapprochement entre le formiate de magnésium glucosé et l'acétate du même additionné ou non de glucose.

CHAPITRE IV

COEFFICIENTS ANTITOXIQUES DES SELS MINÉRAUX GLUCOSÉS

Nous examinerons successivement la résistance du Pénicille avec les sulfates et nitrates de potassium, d'ammonium et de magnésium et les phosphates de potassium et d'ammonium, chacun d'eux additionné de la même quantité de glucose.

Sulfate de potassium glucosé.

Le bichlorure de mercure et le nitrate d'argent se mettent à peu près sur le même rang par leur puissance d'opposition au développement du Pénicille. Une même quantité métrique de chacun d'eux représente la dose limite pour les concentrations de 1 gram.-moléc. de sulfate de potassium dans 100, dans 1 000 et 10 000 litres; il n'y a qu'un léger changement pour le nitrate d'argent à la concentration minima de l'antitoxique. La résistance bien faible s'accentue en raison inverse de la concentration de l'antitoxique, sauf avec le nitrate d'argent où elle reste, à la concentration minima du sulfate de potassium, ce qu'elle était à la concentration immédiatement supérieure. Les coefficients antitoxiques fixent la valeur toxique de ces deux composés, le bichlorure de mercure étant plus toxique que le nitrate d'argent.

Avec les chlorures de cobalt et de zinc et le nitrate de nickel la résistance paraît sensiblement la même, puisque le sulfate de potassium compense une même quantité métrique de toxique, mais les coefficient antitoxiques montrent que le champignon supporte mieux le chlorure de cobalt que le chlorure de zinc, et le chlorure de zinc mieux que le nitrate de nickel, sauf à la concentration de 1 gram.-moléc. de sulfate de potassium dans 100 000 litres, où le nitrate de nickel se montre moins actif que les deux chlorures précédents.

Le chlorure de nickel se rapproche d'eux par la résistance qu'il permet au Pénicille pour la concentration centinormale de l'antitoxique, mais il s'en éloigne ensuite par ce fait que le champignon ne peut supporter que $0^{gr},0005$ de chlorure de nickel quand il se trouve dans un litre d'une solution de 1 gram.-moléc. de sulfate de potassium, alors que dans les mêmes conditions il supporte $0^{gr},005$ de chlorure de zinc ou de cobalt ou de nitrate de nickel. La résistance est donc par le fait stationnaire, mais elle s'accroît ensuite avec la diminution de la concentration du sulfate potassique et atteint au minimum de concentration de l'antitoxique le niveau qu'elle présente avec les chlorures de zinc et de cobalt, restant au-dessous de celui du nitrate de nickel.

TABLEAU IX. — **Sulfate de potassium** (p. m. = 174,4) **et glucose.**

Sulfate de potassium dans 1 litre.		
$HgCl^2 = 271,2$		
1gr,744	0gr,005	0,0001843 = c. n.
0gr,1744	—	0,001843 = c. n. × 10
0gr,01744	—	0,01843 = c. n. × 100
0gr,001744	—	0,1843 = c. n. × 1000
$ZnCl^2 = 136,3$		
1gr,744	0gr,005	0,00365 = c. n.
0gr,1744	—	0,0365 = c. n. × 10
0gr,01744	—	0,365 = c. n. × 100
0gr,001744	0gr,0005	— —
$NiCl^2 = 129,6$		
1gr,744	0gr,005	0,003858 = c. n.
0gr,744	0gr,0005	— —
0gr,01744	—	0,03858 = c. n. × 10
0gr,001744	—	0,3858 = c. n. × 100
$CoCl^2 = 129,9$		
1gr,744	0gr,005	0,003849 = c. n.
0gr,1744	—	0,03849 = c. n. × 10
0gr,01744	—	0,3849 = c. n. × 100
0gr,001744	0gr,0005	— —
$CuCl^2 = 170,5$		
1gr,744	0gr,05	0,02932 = c. n.
0gr,1744	0gr,025	0,1466 = c. n. × 5
0gr,01744	—	1,466 = c. n. × 50
0gr,001744	0gr,005	2,932 = c. n. × 100
$Ac^2Cu = 199,7$		
1gr,744	0gr,025	0,01251 = c. n.
0gr,1744	0gr,005	0,025037 = c. n. × 2
0gr,01744	—	0,25037 = c. n. × 20
0gr,001744	—	2,5037 = c. n. × 200

Sulfate de potassium dans 1 litre.		
$Ag(NO^3)^2 = 170$		
1gr,744	0gr,0005	0,0002941 = c. n.
0gr,1744	—	0,002941 = c. n. × 10
0gr,01744	—	0.02941 = c. n. × 100
0gr,001744	0gr,00005	— —
$Zn(NO^3)^2 = 297,6$		
1gr,744	0gr,025	0,0084 = c. n.
0gr,1744	—	0,084 = c. n. × 10
0gr,01744	—	0,84 = c. n. × 100
0gr,001744	—	8,4 = c, n. × 1000
$Ni(NO^3)^2 = 290,9$		
1gr,744	0gr,005	0,001718 = c. n.
0gr,1744	—	0,01718 = c. n. × 10
0gr,01744	—	0,1718 = c. n. × 100
0gr,001744	—	1,718 = c. n. × 1000
$Co(NO^3)^2 = 291,2$		
1gr,744	0gr,025	0,008585 = c. n.
0gr,1744	—	0,08585 = c. n. × 10
0gr,01744	0gr,005	0,1717 = c. n. × 20
0gr,001744	—	1,717 = c. n. × 200
$Cu(NO^3)^2 = 295,8$		
1gr,744	0gr,2	0,06761 = c. n.
0gr,1744	0gr,05	0,16903 = c. n. × 2,5
0gr,01744	0gr,025	0,8451 = c. n. × 12,5
0gr,001744	0gr,005	1,6903 = c. n. × 25
$SO^4Cu = 249,7$		
1gr,744	0gr,05	0,020024 = c. n.
0gr,1744	0gr,025	1,10012 = c. n. × 5
0gr,01744	—	1,0012 = c. n. × 50
0gr,001744	0gr,005	2,0024 = c. n. × 100

Avec l'acétate de cuivre et le nitrate de zinc, le sulfate de potassium en solution centinormale compense les mêmes quantités métriques de solutions toxiques, mais les coefficients antitoxiques montrent que la résistance est plus grande avec l'acétate de cuivre qu'avec le nitrate de zinc. A la concentration de 1 gram.-moléc. de sulfate de potassium dans 1 000 litres, les deux toxiques divergent : le nitrate de zinc se montre moins actif puisque avec lui la résistance du champignon est successivement 10, 100 et 1 000 fois plus grande, marchant régulièrement en raison inverse de la concentration, tandis qu'avec l'acétate de cuivre la résistance n'est d'abord que doublée pour être ensuite seulement 20, puis 200 fois plus grande en arrivant au minimum de concentration du sel alimentaire.

Le nitrate de cobalt est intermédiaire entre l'acétate de cuivre et le nitrate de zinc ; très voisin de ce dernier aux deux concentrations les plus fortes du sulfate de potassium, il se rapproche ensuite de l'acétate de cuivre par ce fait que pour lui aussi la résistance du Pénicille croît de 20 et de 200 fois en allant vers la concentration minima de l'antitoxique ; mais à cette concentration l'acétate de cuivre est en réalité moins toxique que le nitrate de cobalt.

Le chlorure et le sulfate de cuivre se calquent l'un sur l'autre pour la marche de la résistance qui, devenant 5 fois plus grande en passant de la concentration centinormale de l'antitoxique à la millinormale, progresse ensuite en raison inverse de la concentration.

Enfin le nitrate de cuivre se fait remarquer par sa toxicité relativement faible, et la résistance du champignon déjà grande à la concentration centinormale du sulfate potassique ne fait seulement qu'un peu plus que doubler quand l'antitoxique passe de cette dernière concentration à la millinormale et n'est que 25 fois plus grande quand la concentration du sulfate de potassium atteint 1 gram.-moléc. dans 100 000 litres.

En résumé, la résistance du champignon augmente quand diminue la concentration, mais ici cette résistance s'accroît rarement en raison inverse de la concentration pour toute l'échelle des concentrations. Son accroissement irrégulier tient à ce que la résistance du champignon varie beaucoup suivant les diffé-

TABLEAU X. — **Sulfate d'ammonium** (p. m. = 132,2) **et glucose.**

Sulfate d'ammonium dans 1 litre.		
	$HgCl^2 = 271,2$	
1gr,322	0gr,00005	0,000184 = c. n.
0gr,1322	—	0,00184 = c. n. × 10
0gr,01322	—	0,0184 = c. n. × 100
0gr,001322	0gr,000005	0,00184 = c. n. × 10
	$ZnCl^2 = 136,3$	
1gr,322	0gr,025	0,01834 = c. n.
0gr,1322	0gr,005	0,03668 = c. n. × 2
0gr,01322	—	0,3668 = c. n. × 20
0gr,001322	—	3,668 = c. n. × 200
	$NiCl^2 = 129,6$	
1gr,322	0gr,005	0,00385 = c. n.
0gr,1322	—	0,0385 = c. n. × 10
0gr,01322	0gr,0005	— —
0gr,001322	0gr,000005	0,00385 = c. n.
	$CoCl^2 = 129,9$	
1gr,322	0gr,005	0,003849 = c. n.
0gr,1322	—	0,003849 = c. n. × 10
0gr,01322	—	0,3849 = c. n. × 100
0gr,001322	—	3,849 = c. n. × 1000
	$CuCl^2 = 170,5$	
1gr,322	0gr,025	0,014662 = c. n.
0gr,1322	—	0,1466 = c. n. × 10
0gr,01322	—	1,466 = c. n. × 100
0gr,001322	0gr,005	2,9325 = c. n. × 200
	$Ac^2Cu = 199,7$	
1gr,322	0gr,025	0,012518 = c. n.
0gr,1322	0gr,005	0,025036 = c. n. × 2
0gr,01322	—	0,2503 = c. n. × 20
0gr,001322	—	2,503 = c. n. × 200

Sulfate d'ammonium dans 1 litre.		
	$Ag(NO^3)^2 = 170$	
1gr,322	0gr,0005	0,0002941 = c. n.
0gr,1322	—	0,002941 = c. n. × 10
0gr,01322	—	0,02941 = c. n. × 100
0gr,001322	—	0,2941 = c. n. × 1000
	$Zn(NO^3)^2 = 297,6$	
1gr,322	0gr,05	0,016801 = c. n.
0gr,1322	0gr,005	— —
0gr,01322	—	0,16801 = c. n. × 10
0gr,001322	0gr,000005	0,0016801 = c. n. × 0,1
	$Ni(NO^3)^2 = 290,9$	
1gr,322	0gr,005	0,001718 = c. n.
0gr,1322	—	0,01718 = c. n. × 10
0gr,01322	—	0,1718 = c. n. × 100
0gr,001322	—	1,718 = c. n. × 1000
	$Co(NO^3)^2 = 291,2$	
1gr,322	0gr,025	0,008585 = c. n.
0gr,1322	0gr,005	0,01717 = c. n. × 2
0gr,01322	—	0,1717 = c. n. × 20
0gr,001322	—	1,717 = c. n. × 200
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$	
1gr,322	0gr,05	0,016903 = c. n.
0gr,1322	—	0,16903 = c. n. × 10
0gr,01322	—	1,6903 = c. n. × 100
0gr,001322	0gr,025	8,4515 = c. n. × 500
	$SO^4Cu = 249,7$	
1gr,322	0gr,05	0,020024 = c. n.
0gr,1322	0gr,025	0,10012 = c. n. × 5
0gr,01322	—	1,0012 = c. n. × 50
0gr,001322	—	10,012 = c. n. × 500

rents toxiques qu'elle rencontre et l'accroissement est d'autant moins rapide que le champignon supporte d'emblée une dose plus forte de toxique.

La résistance est au minimum avec le bichlorure de mercure, le nitrate d'argent, s'accentue avec l'acétate de cuivre, le nitrate de zinc et est des plus prononcées avec le nitrate de cuivre. La classification des toxiques par ordre d'activité varie quelque peu suivant le degré de concentration de l'antitoxique.

Sulfate d'ammonium glucosé.

C'est avec le bichlorure de mercure que se montre nettement la moindre résistance du Pénicille. Cette résistance, déjà faible à la concentration centinormale du sulfate d'ammonium, s'accroît en raison inverse de la concentration de ce sel jusqu'à la solution de 1 gram.-moléc. de sulfate dans 10 000 litres, puis à la concentration minima elle tombe pour redevenir ce qu'elle était à la concentration millinormale. Il existe donc un maximum de résistance à la concentration décimillinormale du sulfate d'ammonium.

Le nitrate d'argent se montre moins toxique que le bichlorure de mercure et la résistance que lui oppose le champignon s'accroît régulièrement en raison inverse de la concentration.

La résistance au chlorure de nickel s'accroît à la concentration qui suit la centinormale, se maintient au même degré à la concentration qui succède, soit celle de 1 gram.-moléc. de sulfate d'ammonium dans 10000 litres et enfin à la concentration minima, c'est-à-dire 1 gram.-moléc. de sel alimentaire dans 100 000 litres, redevient ce qu'elle était à la concentration centinormale. Il existe donc aussi avec ce toxique un maximum de résistance correspondant aux concentrations milli et décimillinormale du sulfate d'ammonium.

Avec le chlorure de cobalt et le nitrate de nickel, le Pénicille offre le même tableau de résistance à ces deux sels toxiques. La compensation portant à toutes les concentrations sur $0^{gr},005$ de chacun des sels toxiques, la résistance est partout en raison inverse de la concentration de l'antitoxique, mais le chlorure de cobalt se classe comme toxicité après le nitrate de nickel.

Le chlorure de zinc, le nitrate de cobalt et l'acétate de cuivre

forment un groupe ayant les mêmes caractéristiques. Ils se rapprochent beaucoup du nitrate de nickel et du chlorure de cobalt dont ils ne diffèrent que par une plus grande activité du sulfate d'ammonium à la concentration centinormale qui en effet compense à ce moment par litre $0^{gr},025$ de ces toxiques au lieu de $0^{gr},005$ avec les deux précédents. Ces trois sels se groupent ainsi par ordre de toxicité croissante : chlorure de zinc, acétate de cuivre, nitrate de cobalt.

Ce groupe nous conduit au chlorure de cuivre qui est supporté par le Pénicille à la dose de $0^{gr},025$ de toxique depuis la concentration centinormale du sulfate d'ammonium jusqu'à celle de 1 gram.-moléc. de ce sel dans 10000 litres. Il en résulte que jusque-là la résistance est en raison inverse de la concentration. Ce n'est qu'à la concentration minima du sel alimentaire que nous retrouvons chez le champignon une résistance analogue à celle observée avec la plupart des toxiques précédents à des concentrations plus élevées.

La résistance s'accentue avec le sulfate de cuivre à la concentration centinormale du sel alimentaire. Nous retrouvons au-dessous de cette concentration ce que nous avons vu avec le chlorure de cuivre ; mais ici, au contraire, ce n'est qu'à partir de la concentration millinormale du sel d'ammonium que l'accroissement de la résistance est en raison inverse de la concentration, de sorte qu'à la concentration minima de l'antitoxique, la quantité métrique compensée de sulfate de cuivre se trouve être la même qu'à la concentration millinormale.

Avec le nitrate de zinc, la résistance du Pénicille est très irrégulière. Elle se maintient semblable aux deux premières concentrations du sulfate d'ammonium, s'accroît quand celui-ci est en solution de 1 gram.-moléc. dans 10000 litres, puis tombe brusquement avec la concentration minima, devenant même inférieure à celle observée à la concentration centinormale. Il existe donc un maximum de résistance à la concentration de 1 gram.-moléc. de sulfate d'ammonium dans 10000 litres.

Enfin la présence du nitrate de cuivre se manifeste, surtout si on le compare avec les derniers toxiques mentionnés, par la persistance à des concentrations inférieures d'une compensation métrique que nous avons vu apparaître avec le sulfate de cuivre

et le nitrate de zinc à la concentration centinormale du sel alimentaire. Il en résulte l'accroissement de la résistance en sens inverse de la concentration depuis la concentration centinormale jusqu'à celle de 1 gram.-moléc. de sulfate d'ammonium dans 10000 litres. A la concentration minima, le nitrate de cuivre se rapproche assez du sulfate de cuivre pour que les coefficients antitoxiques aient à décider de la valeur toxique relative de ces deux sels à ce moment : le sulfate de cuivre l'emporte en toxicité sur le nitrate.

En résumé, nous observons avec trois toxiques un maximum de résistance du champignon pour la concentration de 1 gram.-moléc. d'antitoxique dans 10000 litres. Ailleurs cette résistance est régulièrement en raison inverse de la concentration sur toute l'échelle des concentrations. Ailleurs cette graduation de la résistance ne s'observe que partiellement, soit vers le haut, soit vers le bas de l'échelle des concentrations. Il y a donc irrégularité complète à ce point de vue.

Le bichlorure de mercure se montre de beaucoup le plus nocif des toxiques, puis viennent le nitrate d'argent, suivi du chlorure de nickel, etc., pour trouver avec le nitrate de cuivre le plus faible des toxiques expérimentés.

Sulfate de magnésium glucosé.

En présence du sulfate de magnésium, la résistance est au minimum avec le nitrate d'argent, mais avec ce toxique elle s'accroît régulièrement en raison inverse de la concentration du sulfate de magnésium.

La résistance au bichlorure de mercure se trouve atteindre avec la concentration centinormale de l'antitoxique une valeur inconnue jusqu'ici ; cette valeur ne se maintient pas à la concentration millinormale, à partir de laquelle cependant, jusqu'au minimum de concentration, la résistance croît en raison inverse de la concentration.

Le chlorure de zinc se comporte à peu près de même, bien entendu avec une résistance encore plus marquée du Pénicille au toxique. La résistance n'est que doublée en passant de la concentration centinormale à la millinormale ; mais, à partir de là, cette résistance suit la règle énoncée ci-dessus.

TABLEAU XI. — **Sulfate de magnésium** (p. m. = 246,6) **et glucose.**

Sulfate de magnésium dans 1 litre.		
	$HgCl^2 = 271,2$	
2gr,466	0gr,005	0,001843 = c. n.
0gr,2466	0gr,0005	— —
0gr,02466	—	0,01843 = c. n. × 10
0gr,002466	—	0,1843 = c. n. × 100
	$ZnCl^2 = 136,3$	
2gr,466	0gr,025	0,018341 = c. n.
0gr,2466	0gr,005	0,036682 = c. n. × 2
0gr,0246	—	0,36682 = c. n. × 20
0gr,002466	—	3,6682 = c. n. × 200
	$NiCl^2 = 129,6$	
2gr,466	0gr,1	0,07716 = c. n.
0gr,2466	0gr,05	0,3858 = c. n. × 5
0gr,02466	0gr,025	1,929 = c. n. × 25
0gr,002466	0gr,005	3,858 = c. n. × 50
	$CoCl^2 = 129,9$	
2gr,466	0gr,1	0,07698 = c. n.
0gr,2466	0gr,025	0,19245 = c. n. × 2,5
0gr,02466	—	1,9245 = c. n. × 25
0gr,002466	0gr,005	3,84903 = c. n. × 50
	$CuCl^2 = 170,5$	
2gr,466	0gr,1	0,058651 = c. n.
0gr,2466	0gr,005	0,029325 = c. n. × 0,5
0gr,02466	—	0,29325 = c. n. × 5
0gr,002466	—	2,9325 = c. n. × 50
	Ac Cu = 199,7	
2gr,466	0gr,05	0,025037 = c. n.
0gr,2466	0gr,025	0,12518 = c. n. × 5
0gr,02466	—	1,2518 = c. n. × 50
0gr,002466	0gr,005	2,5037 = c. n. × 100

Sulfate de magnésium dans 1 litre.		
	$Ag(NO^3)^2 = 170.$	
2gr,466	0gr,0005	0,0002941 = c. n.
0gr,2466	—	0,002941 = c. n. × 10
0gr,02466	—	0,02941 = c. n. × 100
0gr,002466	—	0,2941 = c. n. × 1000
	$Zn(NO^3)^2 = 297,6$	
2gr,466	0gr,3	0,1008 = c. n.
0gr,2466	0gr,1	0,33596 = c. n. × 3,33
0gr,02466	0gr,05	1,6799 = c. n. × 16,66
0gr,002466	0gr,005	— —
	$Ni(NO^3)^2 = 290,9$	
2gr,466	0gr,2	0,06875 = c. n.
0gr,2466	0gr,1	0,33376 = c. n. × 5
0gr,02466	0gr,025	0,85937 = c. n. × 12,5
0gr,002466	0gr,005	1,71875 = c. n. × 25
	$Co(NO^3)^2 = 291,2$	
2gr,466	0gr,1	0,03434 = c. n.
0gr,2466	0gr,05	0,1717 = c. n. × 5
0gr,02466	0gr,005	— —
0gr,002466	—	1,717 = c. n. × 50
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$	
2gr,466	0gr,2	0,06761 = c. n.
0gr,2466	0gr,1	0,33806 = c. n. × 5
0gr,02466	0gr,025	0,8451 = c. n. × 12,5
0gr,002466	0gr,005	1,6903 = c. n. × 25
	$SO^4Cu = 249,7$	
2gr,466	0gr,2	0,080096 = c. n.
0gr,2466	0gr,1	0,40048 = c. n. × 5
0gr,02466	0gr,025	1,0012 = c. n. × 12,5
0gr,002466	0gr,005	2,0024 = c. n. × 25

La résistance à l'acétate de cuivre est irrégulière ; un peu plus marquée à la concentration centinormale qu'avec le chlorure de zinc, elle maintient cet avantage jusqu'à la concentration de 1 gram.-moléc. de sulfate de magnésium dans 10 000 litres, au-dessous de laquelle nous trouvons une quantité métrique d'acétate de cuivre compensée égale à celle du chlorure de zinc pour la même concentration : à ce moment l'acétate de cuivre est plus toxique que le chlorure de zinc.

Quatre sels toxiques se présentent ensuite compensés en même quantité métrique par 1 litre de solution centinormale de sulfate de magnésium : ce sont les chlorures de nickel, de cobalt, de cuivre et le nitrate de cobalt. Mais à partir de là, la résistance varie avec chacun de ces sels. C'est ainsi qu'à la concentration millinormale elle est encore la même pour trois de ces sels toxiques : les chlorures de nickel et de cuivre et le nitrate de cobalt, alors qu'elle est abaissée avec le chlorure de cobalt. A la concentration de 1 gram.-moléc. de sulfate de magnésium dans 10 000 litres, la résistance se rapproche pour les chlorures de nickel et de cobalt d'une part, et le chlorure de cuivre et le nitrate de cobalt d'autre part, se montrant toutefois moins grande avec les deux derniers toxiques qu'avec les deux premiers. Enfin, en concentration minima, le sulfate de magnésium compense la même quantité métrique de ces quatre toxiques, qui se rangent alors ainsi, par ordre croissant de toxicité : chlorures de nickel, de cobalt, de cuivre, nitrate de cobalt.

La marche de la résistance est la même pour les nitrates de cuivre, de nickel et le sulfate de cuivre. La quantité de toxique compensée, assez élevée à la concentration centinormale, diminuant de moitié à la concentration millinormale, la résistance du Pénicille n'est alors augmentée que de cinq fois, mais elle l'est successivement de douze fois et demie et même de vingt-cinq fois en descendant vers la concentration minima de l'antitoxique. La quantité métrique de toxique compensée à cette concentration minima se trouve être toujours la même avec les toxiques expérimentés, sauf le bichlorure de mercure et le nitrate d'argent. Ici, pour toutes les concentrations, l'ordre de toxicité de ces trois sels minéraux est constant et est

le suivant en partant du moins actif pour aller au plus actif : sulfate de cuivre, nitrates de nickel, de cuivre.

Enfin avec le nitrate de zinc le coefficient antitoxique normal se fait remarquer par sa grandeur marquant qu'à la concentration centinormale du sulfate de magnésium la résistance est plus accentuée qu'avec les autres toxiques. Aux concentrations milli et centimillinormale, les quantités métriques de nitrate de zinc compensées sont les mêmes que pour les trois sels toxiques précédents, ce qui rapproche d'eux le nitrate de zinc, mais il en diffère encore par la résistance du champignon plus accentuée à la concentration de 1 gram.-moléc. d'antitoxique dans 10 000 litres avec le nitrate de zinc qu'avec tout autre sel toxique.

En résumé, en présence du sulfate de magnésium, l'irrégularité domine dans la marche de la résistance au toxique. Cependant, sauf avec les toxiques puissants (nitrate d'argent et bichlorure de mercure), la quantité métrique de toxique compensée par le sulfate de magnésium en concentration minima est la même pour tous les toxiques, de telle sorte que les coefficients antitoxiques donnent la valeur réelle de la résistance, celle-ci étant d'autant plus grande que le coefficient est plus élevé. Le nitrate d'argent est des plus toxiques, passant même avant le bichlorure de mercure ; puis viennent le chlorure de zinc, l'acétate de cuivre, etc., les moins toxiques étant les nitrates de cuivre, de nickel, le sulfate de cuivre, et, enfin, le nitrate de zinc.

Pour terminer, remarquons la grandeur des coefficients antitoxiques normaux du sulfate de magnésium comparés à ceux des autres sulfates alimentaires.

Nitrate de potassium glucosé.

Le nitrate d'argent se montre environ six fois plus toxique que le bichlorure de mercure ; il est vrai que le nitrate de potassium procure au Pénicille une résistance remarquable à ce dernier toxique. Mais pour les deux toxiques susnommés l'accroissement de la résistance du champignon se fait en raison inverse de la concentration sur toute l'échelle des concentrations.

TABLEAU XII. — **Nitrate de potassium** (p. m. 101,2) **et glucose.**

Nitrate de potassium dans 1 litre.	$HgCl^2 = 271,2$	
1gr,012	0gr,005	0,001843 = c. n.
0gr,1012	—	0,01843 = c. n. × 10
0gr,01012	—	0,1843 = c. n. × 100
0gr,001012	—	1,843 = c. n. × 1000
	$ZnCl^2 = 136,4$	
1gr,012	0gr,1	0,07336 = c. n.
0gr,1012	0gr,05	0,3668 = c. n. × 5
0gr,01012	0gr,005	— —
0gr,001012	0gr,0005	— —
	$NiCl^2 = 129,6$	
1gr,012	0gr,05	0,038564 = c. n.
0gr,1012	0gr,005	— —
0gr,01012	—	0,38564 = c. n. × 10
0gr,001012	—	3,8564 = c. n. × 100
	$CoCl^2 = 129,9$	
1gr,012	0gr,005	0,00335 = c. n.
0gr,1012	0gr,0005	— —
0gr,01012	0gr,00005	— —
0gr,001012	0gr,000005	— —
	$CuCl^2 = 170,5$	
1gr,012	0gr,05	0,0293 = c. n.
0gr,1012	0gr,025	0,1465 = c. n. × 5
0gr,01012	0gr,005	0,023 = c. n. × 10
0gr,001012	0gr,0005	— —
	$Ac^2Cu = 199,7$	
1gr,012	0gr,05	0,025037 = c. n.
0gr,1012	0gr,025	0,12518 = c. n. × 5
0gr,01012	0gr,005	0,25037 = c. n. × 10
0gr,001012	0gr,0005	— —

Nitrate de potassium dans 1 litre.	$Ag(NO^3)^2 = 170$	
1gr,012	0gr,0005	0,0002941 = c. n.
0gr,1012	—	0,002941 = c. n. × 10
0gr,01012	—	0,02941 = c. n. × 100
0gr,001012	—	0,2941 = c. n. × 1000
	$Zn(NO^3)^2 = 297,6$	
1gr,012	0gr,1	0,033602 = c. n.
0gr,1012	0gr,05	0,168 = c. n. × 5
0gr,01012	0gr,005	— —
0gr,001012	0gr,0005	— —
	$Ni(NO^3)^2 = 290,9$	
1gr,012	0gr,25	0,01718 = c. n.
0gr,1012	0gr,025	0,08594 = c. n. × 5
0gr,01012	—	0,8594 = c. n. × 50
0gr,001012	—	8,594 = c. n. × 500
	$Co(NO^3)^2 = 291,2$	
1gr,012	0gr,005	0,01717 = c. n.
0gr,1012	0gr,0005	— —
0gr,01012	—	0,1717 = c. n. × 10
0gr,001012	—	0,717 = c. n. × 100
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$	
1gr,012	0gr,01	0,0338 = c. n.
0gr,1012	0gr,05	0,169 = c. n. × 5
0gr,01012	0gr,025	0,845 = c. n. × 25
0gr,001012	0gr,005	1,69 = c. n. × 50
	$SO^4Cu = 249,7$	
1gr,012	0gr,1	0,040048 = c. n.
0gr,1012	0gr,05	0,20024 = c. n. × 5
0gr,01012	0gr,025	1,0012 = c. n. × 25
0gr,001012	0gr,0005	0,20024 = c. n. × 5

Les deux sels de cobalt sont tous deux compensés en même quantité métrique par le nitrate de potassium en concentrations centi et millinormale et, dans ce cas, le nitrate de cobalt se montre moins toxique que le chlorure. Mais en concentrations de 1 gram.-moléc. d'antitoxique dans 10 000 et 100 000 litres, un litre de ces solutions compense métriquement 10 fois puis 100 fois plus de nitrate de cobalt que de chlorure du même métal; le nitrate de cobalt se montre ainsi bien moins toxique que le chlorure pour lequel la résistance du Pénicille est la même à toutes les concentrations du nitrate de potassium, ce qui se traduit par des coefficients relatifs toujours et partout égaux au coefficient normal.

Le chlorure et l'acétate de cuivre agissent tous deux de même sur le Pénicille ; la résistance de ce dernier varie suivant la concentration, s'accroissant quand celle-ci diminue, sauf à la concentration minima où la résistance du champignon est la même que pour la concentration immédiatement supérieure.

Le nitrate de potassium en solution centinormale compense par litre les mêmes quantités métriques de chlorure et de nitrate de nickel ; ce dernier se classe alors avant le chlorure comme toxicité. Mais à la concentration millinormale, le nitrate de nickel, exigeant moins d'antitoxique pour être compensé en même quantité que le chlorure, devient à son tour moins toxique et cette supériorité se conserve jusqu'à la concentration minima de l'antitoxique, en s'accentuant puisque l'accroissement de la résistance est en raison inverse de la concentration.

Le chorure et le nitrate de zinc montrent une action toxique semblable, les variations de la résistance du Pénicille étant, à chaque nouvelle concentration de l'antitoxique, les mêmes pour les deux sels de zinc. Il en résulte que les coefficients marquent la différence de toxicité, indiquant que le chlorure de zinc est moins actif que le nitrate de zinc.

Le nitrate et le sulfate de cuivre se rapprochent des deux toxiques précédents, non seulement par leur marche parallèle entre eux, mais encore parce que les quantités métriques compensées aux concentrations centi et millinormale de l'antitoxique sont les mêmes pour les sels de cuivre et les sels de zinc. Cependant aux concentrations inférieures les deux sels de

cuivre sont compensés en plus grande quantité que les sels de zinc et cette supériorité ne se poursuit que pour le nitrate de cuivre, jusqu'à la concentration minima du nitrate de potassium.

Le chlorure de cuivre ne diffère du sulfate de cuivre que par l'affaiblissement encore plus accentué de la résistance quand l'antitoxique est en concentration minima. L'acétate de cuivre se place exactement entre le nitrate et le sulfate de ce même métal.

Le fait saillant est ici l'apparition, pour la première fois, d'une résistance égale du Pénicille à un toxique (chlorure de cobalt) pour tous les degrés de concentration de l'antitoxique. Ce phénomène s'observe encore partiellement avec les sels de zinc.

Le bichlorure de mercure se montre ici bien moins toxique que le nitrate d'argent et vient même après le chlorure de cobalt qui prend la deuxième place comme toxique. A leur suite viennent le nitrate de cobalt, le chlorure et le nitrate de nickel, le chlorure et l'acétate de cuivre, les sels de zinc, le sulfate et le nitrate de cuivre, tous ces derniers bien près les uns des autres.

Nitrate d'ammonium glucosé.

Ici encore la résistance du Pénicille s'abaisse au minimum devant le nitrate d'argent et, si elle s'accroît avec la diminution de la concentration du nitrate d'ammonium, cet accroissement ne se poursuit même pas jusqu'à la concentration minima de cet antitoxique.

Le bichlorure de mercure se montre environ 50 fois moins toxique que le nitrate d'argent pour les concentrations centi et millinormale du nitrate d'ammonium, 5 fois pour les autres concentrations. La résistance du Pénicille à ce toxique ne s'accroît que lentement avec la diminution de la concentration, puisqu'elle est stationnaire aux deux concentrations moyennes de l'antitoxique.

Le chlorure de cobalt semble se montrer, comme avec le nitrate de potassium, plus toxique que le bichlorure de mercure, puisque avec le premier toxique la résistance du Pénicille reste la même aux concentrations centi et millinormale du sel

alimentaire, ce qui fait qu'à cette dernière concentration, malgré la grandeur du coefficient antitoxique du chlorure de cobalt, celui-ci est en réalité plus toxique que le bichlorure de mercure ; partout ailleurs il est moins toxique.

Le nitrate de nickel se place sur le même rang que le bichlorure de mercure et, seuls, les coefficients antitoxiques indiquent que le second est légèrement plus toxique que le premier.

Avec le chlorure de nickel et le nitrate de cobalt, l'azotate d'ammonium compense pour tous deux, à toutes ses concentrations, la même quantité métrique. L'accroissement de la résistance est donc régulièrement en raison inverse de la concentration. Les coefficients antitoxiques indiquent que le chlorure de nickel est moins toxique que le nitrate de cobalt.

Le nitrate d'ammonium compense en ses trois premières concentrations les plus élevées les mêmes quantités métriques de chlorure et de sulfate de cuivre. Les coefficients antitoxiques font savoir que la résistance du Pénicille est plus grande avec le chlorure de cuivre, sauf au minimum de concentration de l'antitoxique, où le sulfate de cuivre devient le moins toxique. Il en résulte avec le chlorure de cuivre l'existence d'un maximum de résistance du champignon à la concentration de 1 gram.-moléc. de nitrate d'ammonium dans 10 000 litres.

Le chlorure de cuivre se rapproche ainsi du chlorure de zinc qui, moins toxique que lui, tout en étant compensé en même quantité métrique à la solution centinormale de l'antitoxique, voit la résistance s'accroître légèrement et lentement avec la diminution de la concentration, de telle sorte qu'à la concentration minima les facteurs des coefficients antitoxiques qui indiquent la grandeur de cet accroissement sont les mêmes pour le chlorure de zinc et le chlorure de cuivre, sans que la résistance ait passé avec le premier de ces toxiques par un maximum de résistance comme avec le second.

Le nitrate d'ammonium en concentration centinormale compense une même quantité métrique ($0^{gr},05$) des trois toxiques suivants : acétate et nitrate de cuivre, nitrate de zinc. Mais les quantités métriques de toxique compensées aux concentrations suivantes diminuent différemment suivant le toxique. Avec le nitrate de cuivre il n'y a de changement qu'à la con-

Tableau XIII. — **Nitrate d'ammonium** (p. m. = 80,1) **et glucose.**

Nitrate d'ammonium dans 1 litre.		
	$HgCl^2 = 271,2$	
0gr,801	0gr,005	0,001843 = c. n.
0gr,0801	—	0,01843 = c. n. × 10
0gr,00801	0gr,0005	— —
0gr,000801	—	0,1843 = c. n. × 100
	$ZnCl^2 = 136,3$	
0gr,801	0gr,025	0,018341 = c. n.
0gr,0801	0gr,005	0,036682 = c. n. × 2
0gr,00801	0gr,0005	— —
0gr,000801	—	0,36682 = c. n. × 20
	$NiCl^2 = 129,6$	
0gr,801	0gr,005	0,003858 = c. n.
0gr,0801	—	0,03858 = c. n. × 10
0gr,00801	—	0,3858 = c. n. × 100
0gr,000801	—	3,858 = c. n. × 1000
	$CoCl^2 = 129,9$	
0gr,801	0gr,005	0,0038524 = c. n.
0gr,0801	0gr,0005	— —
0gr,00801	—	0,038524 = c. n. × 10
0gr,000801		0,38524 = c. n. × 100
	$CuCl^2 = 170,5$	
0gr,801	0gr,025	0,014662 = c. n.
0gr,0801	—	0,14662 = c. n. × 10
0gr,00801	—	1,4662 = c. n. × 100
0gr,000801	0gr,0005	0,29324 = c. n. × 20
	$Ac^2Cu = 199,7$	
0gr,801	0gr,05	0,025037 = c. n.
0gr,0801	0gr,025	0,125185 = c. n. × 5
0gr,00801	—	1,2518 = c. n. × 58
0gr,000801	0gr,005	2,5037 = c. n. × 100

Nitrate d'ammonium dans 1 litre.		
	$Ag\,NO^{3\,2} = 170$	
0gr,801	0gr,00005	0,00002941 c. n.
0gr,0801	—	0,0002941 c. n. × 10
0gr,00801	—	0,002941 = c. n. × 100
0gr,000801	0gr,000005	— —
	$Zn(NO^3)^2$ 297,6	
0gr,801	0gr,05	0,016803 = c. n.
0gr,0801	0gr,005	— —
0gr,00801		0,16803 = c. n. × 10
0gr,000801	—	1,6803 = c. n. × 100
	$Ni\,NO^{3\,2} = 290,9$	
0gr,801	0gr,005	0,0017188 = c. n.
0gr,0801	—	0,01718 = c. n. × 10
0gr,00801	0gr,0005	— —
0gr,000801		0,1718 = c. n. × 100
	$Co(NO^3)^2 = 291,2$	
0gr,801	0gr,005	0,001717 = c. n.
0gr,0801		0,01717 = c. n. × 10
0gr,00801		0,1717 = c. n. × 100
0gr,000801		1,717 = c. n. × 1000
	$Cu\,NO^{3\,2} = 295,8$	
0gr,801	0gr,05	0,016903 = c. n.
0gr,0801	—	0,16903 = c. n. × 10
0gr,00801	—	1,6903 = c. n. × 100
0gr,000801	0gr,025	8,4515 = c. n. × 500
	$SO^4Cu = 249,7$	
0gr,801	0gr,025	0,010012 = c. n.
0gr,0801	—	0,10012 = c. n. × 10
0gr,00864	—	1,0012 = c. n. × 100
0gr,000801	0gr,005	2,0024 = c. n. × 200

centration minima de l'antitoxique et le changement est faible ; avec l'acétate de cuivre le changement se produit dès la concentration millinormale et on n'atteint seulement qu'à la concentration minima la faible quantité métrique qu'on trouve, avec le nitrate de zinc, dès la concentration millinormale pour persister alors jusqu'à la concentration minima.

Néanmoins avec ces trois toxiques il y a accroissement plus ou moins régulier de la résistance du champignon avec la diminution de la concentration du sel ammoniacal.

On observe donc ici encore l'irrégularité de cette résistance avec les différentes concentrations de l'antitoxique et les divers toxiques. Il n'y a pas de constance dans la dose limite du toxique métriquement mesurée, pour la concentration minima de l'antitoxique. Enfin, il y a avec le chlorure de cuivre un maximum de résistance, l'antitoxique étant à une faible concentration.

Le nitrate d'argent se place en tête des toxiques, suivi du bichlorure de mercure et du chlorure de cobalt, du chlorure de nickel, etc., le nitrate de zinc, l'acétate et le nitrate de cuivre fermant la liste.

Nitrate de magnésium glucosé.

Avec le nitrate de magnésium la résistance du Pénicille aux toxiques atteint pour la presque totalité d'entre eux une grandeur inconnue jusqu'ici ; seul le nitrate d'argent reste dans les limites connues. En effet la quantité métrique de nitrate d'argent compensée est de $0^{gr},0005$ à la concentration centinormale de l'antitoxique ; néanmoins, comme elle reste telle à toutes les concentrations, la résistance augmente en raison inverse de la concentration. En présence de ce toxique le Pénicille ne se montre pas ici plus résistant avec le nitrate de magnésium qu'avec tout autre nitrate, celui de potassium par exemple.

La quantité métrique compensée de bichlorure de mercure atteint le chiffre énorme de $0^{gr},025$ et cette valeur ne baisse qu'au minimum de concentration de l'antitoxique. La résistance au bichlorure de mercure est donc, dans le cas présent, cinq fois plus grande qu'en présence du meilleur des autres antitoxiques.

TABLEAU XIV. — **Nitrate de magnésium** (p. m. = 256,6) **et glucose.**

Nitrate de magnésium dans 1 litre.		
	$HgCl^2 = 271,2$	
2gr,566	0gr,025	0,009218 = c. n.
0gr,2566		0,09218 = c. n. × 10
0gr,02566	—	0,9218 = c. n. × 100
0gr,002566	0gr,005	1,8436 = c. n. × 200
	$ZnCl^2 = 136,3$	
2gr,566	1gr,3	0,95377 = c. n.
0gr,2566	0gr,05	0,3668 = c. n. × $\frac{5}{13}$
0gr,02566	0gr,025	1,18341 = c. n. × $\frac{12,5}{13}$
0gr,002566	0gr,005	3,668 = c. n. × $\frac{50}{13}$
	$NiCl^2$ 129,6	
2gr,566	0gr,8	0,6172 = c. n.
0gr,2566	0gr,05	0,3858 = c. n. × 0,625
0gr,02566	0gr,025	1,929 = c. n. × 3,125
0gr,002566	0gr,005	3,858 = c. n. × 6,25
	$CoCl^2 = 129,9$	
2gr,566	1gr,4	1,077 = c. n.
0gr,2566	0gr,05	0,3849 = c. n. × $\frac{5}{14}$
0gr,02566	0gr,025	1,9245 = c. n. × $\frac{25}{14}$
0gr,002566	0gr,005	3,849 = c. n. × $\frac{50}{14}$
	$CuCl^2 = 170,5$	
2gr,566	0gr,2	0,117302 = c. n.
0gr,2566	0gr,05	0,29325 = c. n. × 2,5
0gr,02566	0gr,025	1,4662 = c. n. × 12,5
0gr,002566	0gr,005	2,9325 = c. n. × 25
	Ac^2Cu 199,7	
2gr,566	0gr,2	0,10015 c. n.
0gr,2566	0gr,025	0,12518 = c. n. × 1,25
0gr,02566	—	1,2518 = c. n. × 12,5
0gr,002566	0gr,005	2,5037 = c. n. × 25

Nitrate de magnésium dans 1 litre.		
	$AgNO^{3\,2}$ 170	
2gr,566	0gr,0005	0,0002941 = c. n.
0gr,2566	–	0,002941 = c. n. × 10
0gr,02566	—	0,02941 = c. n. × 100
0gr,002566	—	0,2941 = c. n. × 1000
	$Zn(NO^3)^2 = 297,6$	
2gr,566	0gr,8	0,2688 = c. n.
0gr,2566	0gr,1	0,33602 = c. n. × 1,25
0gr,02566	0gr,05	1,6803 = c. n. × 6,25
0gr,002566	0gr,005	— —
	$Ni(NO^3)^2 = 290,9$	
2gr,566	6gr,6	0,20625 = c. n.
0gr,2566	0gr,4	1,37484 = c. n. × 6,66
0gr,02566	0gr,05	2,0625 = c. n. × 10
0gr,002566	0gr,005	— —
	$Co(NO^3)^2 = 291,2$	
2gr,566	1gr,00	0,3434 = c. n.
0gr,2566	0gr,5	1,717 = c. n. × 5
0gr,02566	0gr,05	— —
0gr,002566	0gr,005	— —
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$	
2gr,566	0gr,4	0,1352 = c. n.
0gr,2566	0gr,2	0,6761 = c. n. × 5
0gr,02566	0gr,025	0,8451 = c. n. × 6,25
0gr,002566	0gr,005	1,6903 = c. n. × 12,5
	SO^4Cu 249,7	
2gr,566	0gr,4	0,16019 c. n.
0gr,2566	0gr,1	0,40048 = c. n. × 2,5
0gr,02566	0gr,025	1,0012 = c. n. × 6,25
0gr,002566	0gr,005	2,0024 c. n. × 12,5

Le bichlorure de mercure et le nitrate d'argent sont les seuls toxiques qui ne soient pas compensés, lors de la concentration centinormale de l'antitoxique, en quantités métriques multiples du décigramme.

L'acétate et le chlorure de cuivre sont voisins l'un de l'autre, le premier un peu plus toxique que le second ; le sulfate et le nitrate vont à peu près de pair, le second moins toxique que le premier.

Le nitrate de nickel est intermédiaire entre les deux toxiques précédents et les deux suivants. La quantité métrique de nitrate de nickel compensée par le nitrate de magnésium en solution millinormale représente celle de nitrate de cuivre compensée par la solution centinormale. C'est avec ce dernier toxique que le Pénicille présente une de ses plus grandes résistances à un toxique en présence d'une solution millinormale de nitrate de magnésium et on pourrait dire de tous les antitoxiques expérimentés,

Avec le nitrate de zinc et le chlorure de nickel le Pénicille supporte pour la concentration centinormale de l'antitoxique $0^{gr},8$ de toxique, quantité double de celle supportée avec le nitrate et le sulfate de cuivre en présence de la solution de même concentration du même antitoxique. Le chlorure de nickel se montre plus actif que le nitrate de zinc.

Avec le nitrate de cobalt, la quantité métrique de ce toxique supportée par le champignon atteint 1 gramme pour un litre de la solution centinormale d'azotate de magnésium, avec le chlorure de zinc $1^{gr},3$ et le chlorure de cobalt $1^{gr},4$ pour la même concentration d'antitoxique. Mais ces quantités cèdent brusquement, et c'est encore le nitrate de cobalt qui se montre le moins actif des toxiques, puisque le Pénicille tolère encore pour 1 litre de la solution millinormale de l'antitoxique $0^{gr},5$ de nitrate de cobalt, alors qu'avec les chlorures de zinc et de cobalt la quantité tolérée tombe dans les mêmes conditions. à $0^{gr},05$.

Le fait le plus remarquable qu'on observe dans les cultures faites sur ce milieu est l'opposition qui existe entre la résistance du Pénicille quand le nitrate de magnésium est en solution centinormale et celle que le champignon présente

quand le même antitoxique est en solution de concentration minima. A cette dernière concentration nous retrouvons comme quantités de toxique compensées des valeurs peu élevées déjà observées et représentées par une même quantité métrique des toxiques. Sauf avec le nitrate d'argent, il n'y a plus de règle pour la variation de la résistance ; celle-ci est absolument irrégulière, il existe parfois un minimum de résistance à la concentration millinormale de l'antitoxique. Les facteurs des coefficients antitoxiques relatifs se font parfois remarquer par leur nature particulière de fraction irréductible.

Le nitrate d'argent détient le premier rang comme toxicité, suivi de loin par le bichlorure de mercure, qui à son tour précède de beaucoup l'acétate et le chlorure de cuivre ; ceux-ci sont suivis d'assez près par le sulfate et le nitrate de cuivre.

Ici un bond pour passer au chlorure de nickel et au nitrate de zinc, avec un intermédiaire entre les deux groupes, le nitrate de nickel. Enfin le nitrate de cobalt, le chlorure de zinc, et le chlorure de cobalt terminent cette liste où l'ordre de toxicité généralement observé est absolument bouleversé.

Phosphate de potassium glucosé.

La résistance du Pénicille aux toxiques appuyée sur le phosphate de potassium est assez uniforme. Le maximum de résistance pour un litre de solution centinormale de l'antitoxique est figuré par $0^{gr},025$ de toxique avec les nitrates de zinc et de nickel et le minimum par $0^{gr},0005$ avec le bichlorure de mercure, le nitrate d'argent et le chlorure de cobalt. La résistance à ces trois derniers sels est représentée métriquement par ce même dernier chiffre à toutes les concentrations de l'antitoxique : la résistance est donc régulièrement en raison inverse de la concentration.

A part les cinq toxiques précédents, la quantité métrique de toxique compensée avec un litre de la solution centinormale de l'antitoxique est partout de $0^{gr},005$ de toxique, et cette quantité est la même pour toutes les concentrations, c'est-à-dire que la résistance du Pénicille est en raison inverse de la concentration avec tous les toxiques, sauf avec le chlorure de nickel et le nitrate de cobalt, où il se produit un stationnement de la

TABLEAU XV. — **Phosphate de potassium** (p. m. 136,2) **et glucose.**

Phosphate de potass. dans 1 litre.		
	$HgCl^2 = 271,2$	
1gr,362	0gr,0005	0,000184 = c. n.
0gr,1362	—	0,00184 = c. n. × 10
0gr,01362	—	0,0184 = c. n. × 100
0gr,001362	—	0,184 = c. n. × 1000
	$ZnCl^2 = 136,3$	
1gr,362	0gr,005	0,003668 = c. n.
0gr,1362	—	0,03668 = c. n. × 10
0gr,01362	—	0,3668 = c. n. × 100
0gr,001362	—	3,668 = c. n. × 1000
	$NiCl^2 = 129,6$	
1gr,362	0gr,005	0,003858 = c. n.
0gr,1362	—	0,3858 = c. n. × 10
0gr,01362	0gr,0005	— —
0gr,001362	—	3,858 = c. n. × 100
	$CoCl^2 = 129,9$	
1gr,362	0gr,0005	0,0003854 = c. n.
0gr,1362	—	0,003854 = c. n. × 10
0gr,01362	—	0,03854 = c. n. × 100
0gr,001362	—	0,3854 = c. n. × 1000
	$CuCl^2 = 170,5$	
1gr,362	0gr,005	0,002932 = c. n.
0gr,1362	—	0,02932 = c. n. × 10
0gr,01362	—	0,2932 = c. n. × 100
0gr,001362	—	2,932 = c. n. × 1000
	$Ac^2Cu = 199,7$	
1gr,362	0gr,005	0,0025037 = c. n.
0gr,1362	—	0,02503 = c. n. × 10
0gr,01362	—	0,2503 = c. n. × 100
0gr,001362	—	2,503 = c. n. × 1000

Phosphate de potass. dans 1 litre.		
	$Ag(NO^3)^2 = 170$	
1gr,362	0gr,0005	0,0002941 = c. n.
0gr,1362	—	0,002941 = c. n. × 10
0gr,01362	—	0,02941 = c. n. × 100
0gr,001362	—	0,2941 = c. n. × 1000
	$Zn(NO^3)^2 = 297,6$	
1gr,362	0gr,0005	0,0084 = c. n.
0gr,1362	—	0,084 = c. n. × 10
0gr,01362	—	0,84 = c. n. × 100
0gr,001362	—	8,4 = c. n. × 1000
	$Ni(NO^3)^2 = 290,9$	
1gr,362	0gr,025	0,008594 = c. n.
0gr,1362	—	0,08594 = c. n. × 10
0gr,01362	—	0,8594 = c. n. × 100
0gr,001362	—	8,594 = c. n. × 1000
	$Co(NO^3)^2 = 291,2$	
1gr,362	0gr,005	0,001717 = c. n.
0gr,1362	0gr,0005	— —
0gr,01362	—	0,01717 = c. n. × 10
0gr,001362	—	0,1717 = c. n. × 100
	$Cu(NO^3)^2 = 295,8$	
1gr,362	0gr,005	0,0016903 = c. n.
0gr,1362	—	0,0169 = c. n. × 10
0gr,01362	—	0,169 = c. n. × 100
0gr,001362	—	1,69 = c. n. × 1000
	$So^4Cu = 249,7$	
1gr,362	0gr,005	0,002004 = c. n.
0gr,1362	—	0,02004 = c. n. × 10
0gr,01362	—	0,2004 = c. n. × 100
0gr,001362	—	2,004 = c. n. × 1000

résistance pour la concentration millinormale avec le nitrate de cobalt et pour une plus faible concentration avec le chlorure de nickel.

Nous savons quelle est la quantité métrique compensée des nitrates de zinc et de nickel pour un litre de solution centinormale d'antitoxique et que cette quantité est la même pour toutes les concentrations.

On peut donc dire qu'avec le phosphate de potassium la résistance du Pénicille au toxique est à peu près partout en raison inverse de la concentration.

Les coefficients antitoxiques donnent donc presque partout la valeur toxique réelle des composés employés.

Le plus toxique est le bichlorure de mercure, puis viennent le nitrate d'argent, le chlorure et le nitrate de cobalt, le chlorure de nickel, le nitrate, le sulfate, l'acétate et le chlorure de cuivre, le chlorure de zinc et enfin, à une certaine distance, les moins toxiques, les nitrates de zinc et de nickel.

Phosphate d'ammonium glucosé.

Il existe la plus grande analogie d'action entre le phosphate d'ammonium et le phosphate de potassium. C'est ainsi que la résistance du champignon est la même avec les deux phosphates et à toutes les concentrations en présence du nitrate d'argent, du bichlorure de mercure, du chlorure de nickel, du nitrate, du sulfate et du chlorure de cuivre, et on pourrait dire en présence de l'acétate de cuivre puisque avec ce toxique la seule différence entre l'action des deux phosphates est une diminution de la résistance pour la concentration minima du phosphate d'ammonium.

Les modifications de la résistance portent sur l'action des sels de zinc qui avec le phosphate d'ammonium est identique pour le chlorure et le nitrate, alors qu'avec le phosphate de potassium le nitrate de zinc était, à toutes les concentrations de cet antitoxique, supérieur au chlorure du même métal.

Avec le phosphate d'ammonium la résistance au chlorure de cobalt l'emporte sur celle au nitrate de cobalt, alors qu'avec le phosphate potassique elle était à peu près semblable pour les

TABLEAU XVI. — **Phosphate d'ammonium** (p. m. = 115,2) **et glucose.**

Phosphate d'ammonium dans 1 litre.		
$HgCl^2 = 271,2$		
1gr,152	0gr,0005	0,0001843 = c. n.
0gr,1152	—	0,001843 = c. n. × 10
0gr,01152	—	0,01843 = c. n. × 100
0gr,001152	—	0,1843 = c. n. × 1000
$ZnCl^2 = 136,3$		
1gr,152	0gr,025	0,018341 = c. n.
0gr,1152	0gr,005	0,03668 = c. n. × 2
0gr,01152	—	0,3668 = c. n. × 20
0gr,001152	—	3,668 = c. n. × 200
$NiCl^2 = 129,6$		
1gr,152	0gr,005	0,003858 = c. n.
0gr,1152	—	0,03858 = c. n. × 10
0gr,01152	0gr,0005	— —
0gr,001152	—	0,3858 = c. n. × 100
$CoCl^2 = 129,9$		
1gr,152	0gr,005	0,003854 = c. n.
0gr,1152	—	0,03854 = c. n. × 10
0gr,01152	—	0,3854 = c. n. × 100
0gr,001152	—	3,854 = c. n. × 1000
$CuCl^2 = 170,5$		
1gr,152	0gr,005	0,002932 = c. n.
0gr,1152	—	0,02932 = c. n. × 10
0gr,01152	—	0,2932 = c. n. × 100
0gr,001152	—	2,932 = c. n. × 1000
$Ac^2Cu = 199,7$		
1gr,152	0gr,005	0,002503 = c. n.
0gr,1152	—	0,02503 = c. n. × 10
0gr,01152	—	0,2503 = c. n. × 100
0gr,001512	0gr,0005	— —

Phosphate d'ammonium dans 1 litre.		
$Ag(NO^3)^2 = 170$		
1gr,152	0gr,0005	0,0002941 = c. n.
0gr,1152	—	0,002941 = c. n. × 10
0gr,01152	—	0,02941 = c. n. × 100
0gr,001152	—	0,2941 = c. n. × 1000
$Zn(NO^3)^2 = 297,6$		
1gr,152	0gr,025	0,0084 = c. n.
0gr,1152	0gr,005	0,016801 = c. n. × 2
0gr,01152	—	0,16801 = c. n. × 20
0gr,001152	—	1,6801 = c. n. × 200
$Ni(NO^3)^2 = 290,9$		
1gr,152	0gr,005	0,001718 = c. n.
0gr,1152	—	0,01718 = c. n. × 10
0gr,1152	—	0,1718 = c. n. × 100
0gr,001152	—	1,718 = c. n. × 1000
$Co(NO^3)^2 = 291,2$		
1gr,152	0gr,0005	0,0001717 = c. n.
0gr,1152	—	0,001717 = c. n. × 10
0gr,01152	—	0,01717 = c. n. × 100
0gr,001152	—	0,1717 = c. n. × 1000
$Cu(NO^3)^2 = 295,8$		
1gr,152	0gr,005	0,0016903 = c. n.
0gr,1152	—	0,016903 = c. n. × 10
0gr,01152	—	0,16903 = c. n. × 100
0gr,001152	—	1,6903 = c. n. × 1000
$SO^4Cu = 249,7$		
1gr,152	0gr,005	0,0020024 = c. n.
0gr,1152	—	0,020024 = c. n. × 10
0gr,01152	—	0,20024 = c. n. × 100
0gr,001152	—	2,0024 = c. n. × 1000

deux sels de cobalt, la balance penchant un peu en faveur du nitrate de cobalt.

Il en résulte qu'avec le phosphate d'ammonium la résistance du Pénicille est aussi presque partout en raison inverse de la concentration.

L'ordre de toxicité graduellement décroissante est le suivant : bichlorure de mercure, nitrates d'argent, de cobalt, chlorure de nickel, acétate de cuivre, nitrates de cuivre, de nickel, sulfate de cuivre, chlorures de cuivre, de cobalt, nitrate de zinc, chlorure de zinc, nitrate de cobalt.

CONCLUSIONS

La résistance du Pénicille aux toxiques varie suivant le milieu nutritif et, dans un même milieu, suivant la concentration de ce milieu, mais pas comme on pourrait le penser. En effet, ou bien, ce qui est le cas le plus fréquent, la résistance s'accroît avec la diminution de la concentration du milieu alimentaire et souvent en raison inverse de cette concentration ; ou bien la résistance passe par un maximum vers un degré de concentration peu élevé du milieu alimentaire ; ou bien encore, cas le plus rare, la résistance ne se modifie pas quelle que soit la concentration. Il n'existe donc pas de règle fixe à cet égard ; cependant il est à remarquer qu'en présence des toxiques violents la résistance du champignon se conduit plutôt de la première manière. La résistance subit tantôt l'influence de la base entrant dans le sel alimentaire, comme on le voit dans une série des sels d'un même acide, tantôt l'influence de l'acide, comme on le constate par la comparaison des combinaisons d'une même base avec des acides différents. Cependant il est certain que l'action de la base l'emporte sur celle de l'acide, mais seulement à des concentrations assez élevées. C'est ainsi que, pour les acides, la résistance est au maximum avec l'acide nitrique, au minimum avec l'acide acétique. Pour les bases, la résistance est au minimum avec l'ammonium, au maximum avec le magnésium. Mais il va sans dire que dans d'autre sels où se mélangent ces bases et ces acides les actions peuvent se contrecarrer ou s'ajouter et le maximum de résis-

tance sera ainsi procuré au champignon par le nitrate de magnésium. Il est vrai que cette résistance si élevée ne se fait sentir qu'à la concentration maxima expérimentée des sels alimentaires : on retrouve alors, dès les concentrations moyennes de ces sels, ce qu'on observe déjà avec la concentration minima d'autres sels alimentaires quand la résistance du Pénicille croît en raison inverse de la concentration, c'est-à-dire le champignon supportant des doses de sels toxiques supérieures à la dose du sel alimentaire qui procure au champignon sa résistance. Mais, quelle que soit l'augmentation de résistance procurée au champignon par un sel alimentaire en solution centinormale, les doses de toxique supportées à la concentration minima expérimentée des sels alimentaires sont à peu près les mêmes partout avec un même toxique et souvent avec des toxiques différents.

J'ai dû chercher un procédé pour mesurer cette résistance. Il était de règle autrefois de la mesurer en prenant la quantité nette de toxique tolérée et il ne peut en être autrement jusqu'à nouvel ordre pour des milieux alimentaires compliqués. Il n'en est plus de même si on a affaire à un milieu simplement composé d'un sel minéral alimentaire additionné d'une source de carbone ou d'un sel organique alimentaire où il n'est plus besoin de fournir de carbone. Dans ce cas on pourrait prendre le rapport entre les quantités métriques du sel alimentaire et du sel toxique au moment où apparaît la dose limite de toxique supportée ; mais alors on ne voit pas figurer la notion de la molécule des composés chimiques entrant en jeu. Il est donc préférable de prendre le rapport des portions de molécule de ces deux composés tel qu'il existe quand on arrive à la dose limite du toxique. Il suffit pour cela de diviser le nombre de litres dans lequel est dissoute la molécule du sel alimentaire par le nombre de litres dans lequel est dissoute la molécule du toxique. On a ainsi un nombre qui jouit de certaines propriétés que nous avons étudiées : ce nombre est le *coefficient de résistance*, qui est aussi nommé *coefficient antitoxique*. Il permet, par une simple multiplication, de retrouver le premier nombre dont nous avons parlé (rapport métrique entre les quantités de toxique et d'antitoxique). Par lui on

peut retrouver, à l'aide de certaines données, la quantité de toxique à laquelle résiste le Pénicille pour une concentration donnée du sel alimentaire, la quantité de litres dans lequel se trouve dissoute la molécule du toxique. Nous avons pris un coefficient type, celui propre à la concentration centinormale du sel alimentaire et avec lequel on peut obtenir les autres, et nous l'avons appelé *coefficient normal*.

Les coefficients antitoxiques sont d'autant plus grands que la résistance du champignon au toxique est plus grande.

Pour établir un point de départ pour la résistance, il suffit d'admettre, ce qui est vrai, que la résistance que procure au Pénicille un gramme d'un même sel alimentaire peut varier suivant les circonstances et de rapporter toujours au gramme de sel alimentaire les diverses quantités de toxique supportées par le Pénicille aux diverses concentrations de ces sels alimentaires. Pour trouver ces quantités de toxiques, il suffit de multiplier les coefficients antitoxiques par une constante, le rapport entre les poids moléculaires du toxique et du sel alimentaire.

Les coefficients relatifs aux concentrations diverses d'un sel alimentaire pour un même toxique sont les produits du coefficient normal par des facteurs faciles à déterminer, et ces facteurs mesurent la résistance du champignon pour les diverses concentrations d'un sel alimentaire par rapport à celle qu'il offre pour la concentration centinormale de ce sel alimentaire. Les coefficients antitoxiques permettent de juger les différences de résistance du champignon aux différents toxiques, quand ceux-ci sont supportés en même quantité métrique pour une même concentration d'un même sel alimentaire. En effet, pour des concentrations différentes d'un même sel alimentaire, les coefficients antitoxiques sont d'autant plus grands que la résistance est plus grande. Il en est de même pour des coefficients afférents à des toxiques différents tolérés en même quantité métrique par le Pénicille pour une même concenration d'un même sel alimentaire. Les propositions précédentes sont renversées si on prend comme point de départ l'action des toxiques eux-mêmes. Le sel alimentaire se comporte donc ainsi comme un véritable antitoxique, aussi lui ai-je souvent donné ce nom dans le cours de ce travail.

OBSERVATIONS

SUR LE

PSARONIUS BRASILIENSIS

Par Fernand PELOURDE

HISTOIRE DES ÉCHANTILLONS

Le *Psaronius brasiliensis* Brongniart a constitué pendant longtemps la seule espèce de *Marattiales* paléozoïques connue au Brésil. D'autres types non moins intéressants du même groupe ont été découverts dernièrement dans cette région, en particulier par M. le Dr Lisboa (1); certains d'entre eux seront décrits incessamment par M. de Solms-Laubach. Grâce à l'extrême obligeance de ce dernier et à celle de M. Lisboa, je compte publier de mon côté l'étude détaillée des autres formes dans un travail d'ensemble.

Le *Ps. brasiliensis* est représenté, pour l'instant du moins, par deux échantillons seulement. L'un de ces échantillons, de provenance inconnue, comprend un fragment de tige entouré par une gaine de plus de 2 000 racines (2). Il apparaît clairement que ses feuilles étaient disposées d'une manière tétrastique (3), comme chez le *Caulopteris aliena* Zeiller de Commentry (4).

(1) Voir à ce sujet : H. Graf zu Solms-Laubach, *Der tiefschwarze* Psaronius Haidingeri *von Manebach in Thüringen* (Zeitschrift für Botanik, III, 1911, Heft 11).

(2) Stenzel, *Die Psaronien, Beobachtungen und Betrachtungen* (Beiträge zur Paläontologie und Geologie Œsterreich-Ungarns und des Orients, Bd. XIX, 1906, p. 105).

(3) Zeiller, *Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, 1re partie, in *Étude des gîtes minéraux de la France*, 1890, p. 246-254, et fig. 1.

(4) Zeiller, *Flore fossile du terrain houiller de Commentry*, 1re partie (Bull. Soc. industrie minérale, 3e série, t. II, 2e livraison, 1888, p. 333-337, et pl. XL, fig. 2).

On sait que son histoire est assez compliquée (1). Guillemin l'ayant transporté du Musée de Rio de Janeiro à Paris, en 1839, son extrémité supérieure fut détachée à la scie, puis subdivisée en deux tranches d'épaisseurs très inégales, qui se trouvent, polies sur une face, dans les collections du Muséum d'histoire naturelle, sous le numéro 1445. Puis Guillemin confia la partie restante à Claussen, qui retournait au Brésil, et qui en laissa prélever la seconde extrémité à Londres, pour R. Brown. Cette dernière fut partagée transversalement en plusieurs rondelles qui appartiennent maintenant au British Museum, à l'exception de l'une d'entre elles, que M. de Solms-Laubach a obtenue par échange pour sa collection personnelle. La portion médiane restante de l'échantillon initial fut enfin ramenée au Musée de Rio de Janeiro, où elle se trouve encore actuellement.

Sur la face brute de l'une des deux plaques de Paris, c'est-à-dire à l'extrémité supérieure du spécimen primitif, on observe une région aplanie artificiellement, sur laquelle s'adaptait un fragment qui a été détaché à la scie et a servi à préparer deux coupes minces, l'une transversale, l'autre longitudinale.

Sous le numéro 1446, le Muséum d'histoire naturelle possède également, depuis l'année 1836, une portion de l'anneau radiculaire d'un *Psaronius*, recueillie par Martius à la surface du sol entre Oeiras et São Gonçala d'Amarante, dans la province de Piauhy (Brésil). Cet échantillon, poli sur deux faces, l'une perpendiculaire, l'autre parallèle à la direction générale des racines qui le constituent, a été figuré jadis par Unger (2) et rapporté par Brongniart à la même espèce que celui de Guillemin (3). Il en a été extrait pour l'examen microscopique deux coupes en travers (n°s 1446 et 1446 *bis*) et une en long.

En résumé, le *Ps. brasiliensis* est représenté au Muséum de Paris par 8 pièces qui se correspondent de la manière suivante :

1) Voir à ce propos : H. Graf zu Solms-Laubach, *Ueber die Schicksale der als* Psaronius brasiliensis *beschriebenen Fossilreste unserer Museen* (Sonder-Abdruck aus der Festschrift zu P. Ascherson's siebzigstem Geburtstage, Berlin, 1904, p. 18-26).

2) Unger, *De Palmis fossilibus*, in Martius, *Historia naturalis Palmarum...*, pl. géol. I, fig. 4.

(3) Brongniart, *Notice sur le* Psaronius brasiliensis (Bull. Soc. bot. France, t. XIX, 5 janvier 1872, p. 4).

Échantillon de Guillemin (nº 1445).	1º 2 rondelles montrant la tige entourée par une gaine de racines et mesurant, suivant les régions : l'une, de 3 à 4 centimètres, l'autre, de 0cm,05 à 0cm,09 d'épaisseur ; 2º 1 coupe mince transversale : 3º 1 coupe mince longitudinale.
Échantillon de Martius (nº 1446).	1º 1 fragment assez faible de l'anneau radiculaire d'une tige ; 2º 2 coupes minces transversales ; 3º 1 coupe mince longitudinale.

L'échantillon de Martius, quoique figuré en 1850 (1), 22 ans avant la note de Brongniart (2), ne saurait être considéré comme le type du *Ps. brasiliensis*, car la figure d'ensemble qu'en a donnée Unger n'est accompagnée par aucune description et n'a rien de caractéristique. Le véritable type est donc l'échantillon de Guillemin, bien plus complet que le précédent, et dont Brongniart a donné dès 1872 une description détaillée.

ÉCHANTILLON DE GUILLEMIN (TYPE DE L'ESPÈCE)

Dans une précédente note, j'ai fourni quelques renseignements sur les racines du *Ps. brasiliensis*, et notamment sur

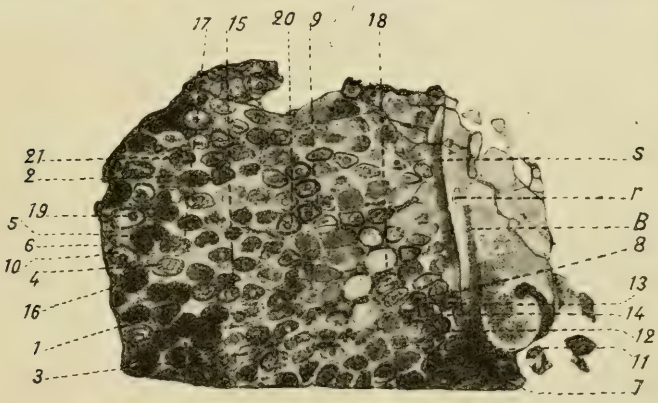


Fig. 1. — *Ps. brasiliensis* : photographie, grandeur naturelle, de la coupe transversale prélevée dans l'échantillon de Guillemin. — *s*, gaine scléreuse entourant la tige ; — B, un des faisceaux ligneux de cette dernière ; — *r*, racine encore incluse à son intérieur ; — 1-20, racines dont il est spécialement question dans le présent travail.

leurs coupes longitudinales (3). Je ne reviendrai pas sur ces

(1) Unger, *loc. cit.*
(2) *Notice...* (*loc. cit.*).
(3) F. Pelourde, *Recherches comparatives sur la structure de la racine chez un certain nombre de* Psaronius (Bull. Soc. bot. France, 1908, p. 377-381).

dernières, qui sont assez indistinctes et n'apprennent rien de particulièrement intéressant.

La coupe transversale prélevée dans l'échantillon de Guillemin (fig. 1) présente deux régions d'aspect bien différent, dont l'une est constituée par des racines, alors que l'autre appartient à la tige. Celle-ci montre une portion de la gaine scléreuse périphérique (fig. 1, *s*), et, séparé de cette gaine par un certain nombre d'assises de parenchyme, un faisceau (fig. 1, B) correspondant à celui que M. Zeiller a désigné par la lettre P^4 dans sa *Flore fossile d'Autun* (*loc. cit.*, planche 21, figure 1).

Parenchyme interstitiel des racines.

Quant aux racines, elles appartiennent toutes au type de celles que Stenzel a appelées « Innenwurzeln » (1), car elles sont noyées dans un parenchyme fondamental, au lieu d'être distinctes les unes des autres et pourvues d'un anneau parenchymateux autour de leur gaine de sclérenchyme, comme les « Aussenwurzeln » ou « freie Wurzeln » du même auteur (2).

Jusqu'ici, ce parenchyme fondamental avait été considéré, presque sans conteste, comme appartenant, chez tous les *Psaronius*, à l'écorce même des tiges, dans laquelle les racines auraient été noyées sur une très grande partie de leur longueur (3). En réalité, il est constitué par la juxtaposition de touffes de cellules, issues en partie de la périphérie des tiges, mais surtout de celle des racines elles-mêmes, et dont l'ensemble simule à première vue un tissu homogène de nature caulinaire (4). Les racines des *Psaronius* comprenaient donc trois régions principales, savoir : 1° une région *basale*, située à l'intérieur même de la tige; 2° une *médiane*, caractérisée par la présence des touffes de cellules dont il vient d'être question; 3° enfin, une *terminale*, dépourvue de semblables formations, qui correspond à ce que l'on a appelé les « Aussenwurzeln », et dans laquelle la gaine scléreuse est séparée de l'épi-

(1) Stenzel, *Die Psaronien...* (*loc. cit.*), p. 102-110.
(2) *Ibid.*, p. 110, 111.
(3) *Ibid.*
(4) H. Graf zu Solms-Laubach, *Der tiefschwarze* Psaronius Haidingeri... (*loc. cit.*), p. 739, 746, 752, 754, et fig. 5, 7.

derme par un certain nombre d'assises de parenchyme (1).

Fig. 2. — *Ps. brasiliensis* (échantillon de Guillemin : coupe transversale). — T (en bas, à gauche de l'accolade), portion externe de la gaine sclérense de la tige ; — T (en haut, à l'intersection de 5 lignes en pointillé), 2 touffes de cellules issues de la tige et s'insinuant, d'une part, entre les racines nos 7, 11 et 12, d'autre part, entre les racines nos 12, 13 et 14 ; — *r*.7, *r*.11, *r*.12, *r*.13, *r*.14, racines représentées, sur une partie plus ou moins importante de leur contour, par leurs gaines sclérenses et par les 4 touffes de cellules qui émanent de 4 d'entre elles : 7, 11, 12, 13 ; — *p*, massif de parenchyme interrompant momentanément la gaine sclérense de la racine n° 11. — Les divers éléments parenchymateux sont limités par des traits plus fins que les éléments sclérifiés.

(1) H. Graf zu Solms-Laubach, *Der tiefschwarze* Psaronius Haidingeri... (*loc. cit.*), p. 755.

Dans l'échantillon de *Ps. brasiliensis* qui nous occupe, les touffes rayonnantes de cellules apparaissent avec une netteté remarquable, en raison de son excellent état de conservation et aussi de la bonne orientation de la coupe transversale qui en a été tirée.

Si l'on considère, par exemple, la région représentée dans la figure 2, on voit partir de la tige des files de cellules de parenchyme, dont certaines s'insinuent entre les racines voisines et s'étendent jusqu'à une grande distance de leur lieu d'origine. D'après leur direction générale, on les distingue aisément de celles qui proviennent des racines.

En allant de gauche à droite, on en observe d'abord une, assez réduite, dirigée du côté externe, et issue de la racine n° 11, qu'elle sépare de la racine n° 7; puis, partant de cette dernière, une seconde, en forme de triangle isocèle, courte également, et dirigée du côté de la tige. On en observe ensuite une troisième, très allongée, provenant de la tige, qui s'insinue entre les racines n°s 7, 11 et 12 et s'étend notablement au delà des limites de la figure.

Dans le court intervalle qui sépare la tige de la racine n° 12, celle-ci émet un massif de cellules qui se trouve rapidement arrêté par le parenchyme extra-caulinaire situé en face de lui. Mais ce dernier acquiert de nouveau une longueur considérable entre les racines n°s 12, 13 et 14. L'espace anguleux qui sépare les racines n°s 13 et 14 est en outre occupé par un groupe de grands éléments, issu de la racine n° 13.

Considérons maintenant une autre région, composée uniquement de racines et représentée dans la figure 3. Dans cette figure, on observe certaines touffes très allongées, comme, par exemple, celles qui sont issues des racines n°s 4 et 5. D'autres, au contraire, comme les deux plus inférieures parmi les trois qu'émet la racine n° 10, sont très courtes. Leur forme est généralement triangulaire, en coupe transversale; mais elles peuvent aussi être très allongées dans le sens tangentiel et peu proéminentes dans le sens radial, comme celle qui sépare, dans la figure 3, les racines n°s 6 et 10. Cette dernière comprend une seule assise de grandes cellules, dont la plupart

ont un contour plus ou moins arrondi et sont sensiblement

Fig. 3. — *Ps. brasiliensis* (échantillon de Guillemin : coupe transversale). — I, côté tourné vers la tige : — E, côté externe : — *r.* 4, *r.* 5, *r.* 6, *r.* 10, *r.* 16, racines représentées par leurs gaines sclérenchymeuses et par 7 touffes de cellules qui en émanent : 4, 5, 6, 10, 16; — 17, touffe de cellules provenant d'une racine non figurée (nº 47, fig. 1); — *p*, massifs de parenchyme interrompant çà et là les gaines sclérenchymeuses ; — *s*, groupe assez réduit d'éléments sclérifiés.

isodiamétriques.

Comme dans les échantillons étudiés par M. de Solms-Laubach, les touffes les plus allongées sont dirigées du côté externe. Ceci se comprend aisément, car c'est dans cette direction qu'elles trouvent le plus d'espace libre pour se développer, tant que de nouvelles racines, insérées à des niveaux de la tige plus élevés que celles d'où elles proviennent, ne sont pas venues arrêter leur marche en avant. Leurs éléments, dans les régions où elles se trouvent pressées latéralement par d'autres touffes ou par des gaines scléreuses de racines, sont très étroits et allongés dans le sens radial, et ils adhèrent intimement les uns aux autres. A leur base élargie, les cellules, fréquemment séparées par d'assez grands méats, ont des dimensions moindres dans le sens radial et plus grandes, au contraire, dans le sens tangentiel; elles rappellent en outre beaucoup celles des touffes courtes considérées en premier lieu.

En somme, chez le *Ps. brasiliensis*, comme dans les spécimens observés par M. de Solms-Laubach, *la tige, et aussi les racines, dans la plus grande partie de leur étendue, émettent à leur périphérie un parenchyme plus ou moins spongieux qui les réunit toutes entre elles, mais dans lequel on peut toujours reconnaître, quand le degré de conservation est suffisant, la part qui revient à chaque organe en particulier.*

L'existence de ce parenchyme, qui apparaît si nettement dans la coupe transversale que je suis en train de décrire, est tout à fait particulière aux *Psaronius* (1). M. de Solms-Laubach, en étudiant une jeune tige d'*Angiopteris*, a constaté que ses racines, dans leur partie non libérée, étaient incluses au milieu d'un tissu de nature manifestement caulinaire (2). Il y a donc là une différence remarquable entre les *Psaroniées* et les *Marattiacées* actuelles.

On sait que ces deux séries de *Marattiales* ont été depuis longtemps rapprochées l'une de l'autre en raison de la structure de leurs racines, de leurs tiges et de leurs organes fructificateurs. J'ai montré, il y a quelques années, que, contrairement à ce qu'on avait pensé jusque-là, elles présentaient également un

(1) *Der tiefschwarze* Psaronius Haidingeri... (*loc. cit.*), p. 755.
(2) *Ibid.*, p. 744.

même plan d'organisation dans leurs frondes (1). Toutefois, le système vasculaire de ces organes, très dissocié dans la plus grande partie de leur étendue chez les *Marattiacées* actuelles (2), l'était beaucoup moins, et même ne l'était pas du tout à certains niveaux, chez les *Psaroniées* des temps paléozoïques. Chez ces dernières, sa trace comprend, en effet, suivant les cas, un (*Caulopteris Saportæ* Zeiller, *Fayoli* Zeiller, *Stipitopteris Renaulti* Zeiller, *reflexa* Zeiller...), deux (*Caulopteris peltigera* Brongniart, *endorhiza* Grand'Eury, *patria* Grand'Eury, *Baylei* Zeiller, *Stipitopteris peltigeriformis* Zeiller...), trois (*Caulopteris aliena* Zeiller, *Megaphyton Mac-Layi* Lesquereux, *insigne* Lesquereux), ou quatre faisceaux (*Megaphyton didymogramma* Grand'Eury). Ces quelques divergences très curieuses militent en faveur d'une opinion émise par M. de Solms-Laubach (3), d'après laquelle les *Psaroniées* semblent constituer un groupe spécial, distinct de celui des *Marattiacées* actuelles, quoique très proche de lui.

Gaine scléreuse.

Dans les diverses racines de l'échantillon de Guillemin, la gaine scléreuse, comme c'est normalement le cas chez les *Psaronius*, se trouve interrompue assez fréquemment par des massifs de parenchyme (fig. 2 et 3, *p*), dont les éléments, de forme analogue à ceux du sclérenchyme adjacent, devaient servir à faciliter les rapports physiologiques entre la partie interne de l'écorce et les touffes périphériques de cellules. Parfois, ces massifs s'étendent sur une portion assez considérable du contour des racines (ex. fig. 1, racines n°s 1, 2, 5 ; fig. 3, racine n° 5). Ils cessent alors d'être nettement délimités, du côté interne et du côté externe, et apparaissent comme les origines mêmes de certaines des touffes rayonnantes de cellules, en rapport direct avec l'écorce interne.

Dans la racine n° 4, j'ai observé, noyé dans la base d'un sem-

(1) F. Pelourde, *Recherches sur la position systématique des plantes fossiles dont les tiges ont été appelées* Psaronius, Psaroniocaulon, Caulopteris (Bull. Soc. bot. France, 1908, p. 88-117, et pl. III, IV).

(2) *Ibid.*, fig. 1-3, 6-13, 16-20.

(3) *Der tiefschwarze* Psaronius Haidingeri... (*loc. cit.*), p. 736.

blable massif, un groupe d'éléments sclérifiés représentant une portion de l'anneau cortical externe discontinu (fig. 3, *s*).

J'ai également rencontré une jeune racine (fig. 1, n° 3) dans laquelle cet anneau, seul conservé, a ses membranes très peu épaissies, alors que, dans les racines adultes, les lumières des cellules sont extrêmement réduites.

Écorce interne : lacunes, cellules gommeuses.

L'écorce parenchymateuse interne de ces dernières, généralement détruite, possède des lacunes (fig. 4 et 5) très petites, bien

Fig. 4. — *Ps. brasiliensis* (échantillon de Guillemin : coupe transversale).
1° *a*, racine n° 19 (voir fig. 1). — I, côté tourné vers la tige; — E, côté externe. — Les grands éléments remplis de ponctuations sont des cellules gommeuses, et les espaces remplis de hachures sont des lacunes.
2° *b*, cellules gommeuses appartenant à la racine n° 18 (voir fig. 1).

moins grandes que celles du *Psaronius asterolithus* Cotta ou du *Psaronius giganteus* Corda, par exemple, et susceptibles d'échapper à l'observation lorsque les racines sont mal conservées (1). Ceci suffit à expliquer qu'elles n'aient pas été remarquées par M. Zeiller (2), qui n'a pas eu à sa disposition les coupes minces que je décris dans le présent travail.

La taille et la forme de ces lacunes, comme celles des éléments qui les entourent, varient beaucoup suivant les niveaux auxquels elles se trouvent rencontrées par le plan de la coupe. Les

(1) Cf Brongniart, *Notice sur le* Psaronius brasiliensis (*loc. cit.*), p. 6, 7.
(2) Voir *Flore fossile d'Autun...* (*loc. cit.*), p. 247, 253.

cellules qui les délimitent rappellent celles d'un mésophylle de feuille; elles possédaient en effet une région centrale, pourvue de ramifications rayonnantes qui se juxtaposaient les unes aux autres bout à bout, de manière à ménager dans leurs intervalles des vides qui communiquaient tous entre eux.

Le système lacunaire ainsi constitué communiquait également avec celui des touffes périphériques de cellules par l'inter-

Fig. 5. — *Ps. brasiliensis* (échantillon de Martius : coupe transversale n° 1446) : jeune racine (n° 4, fig. 7) dont les faisceaux ligneux, numérotés de 1 à 7, et incomplètement développés, ne sont pas réunis en une étoile ligneuse continue. — I, côté tourné vers la tige ; — E, côté externe ; — *é.i.*, écorce parenchymateuse interne montrant des cellules gommeuses (remplies de ponctuations) et des lacunes (remplies de hachures) ; — *p.d.*, tissus détruits.

médiaire des méats que l'on remarque dans les portions parenchymateuses de l'écorce externe.

On sait que jadis Stenzel avait subdivisé le genre *Psaronius* en deux grandes sections (*Asterolithi* et *Helmintholithi*), suivant que l'écorce interne des racines, ainsi que leur parenchyme interstitiel, étaient lacuneux ou non (1). Cette classification, abandonnée par M. Zeiller (2), et ultérieurement par Stenzel

(1) Stenzel, *in* Gœppert, *Foss. Fl. der perm. Form.*, p. 52.
(2) Zeiller, *Flore fossile d'Autun...* (*loc. cit.*), p. 200 et suiv.

lui-même (1), est d'autant plus artificielle que, d'après les observations les plus récentes, il se pourrait bien que, dans certaines conditions d'âge et de milieu tout au moins, les racines de tous les *Psaronius* eussent été lacuneuses (2).

En outre de leurs lacunes, les racines du *Ps. brasiliensis* possédaient un grand nombre de cellules gommeuses réparties dans toute l'épaisseur de leur écorce interne (fig. 4 et 5).

Ces éléments, dont le contour est circulaire ou polygonal, apparaissent tantôt isolés, tantôt groupés par 2 ou par 3 (cf. fig. 4, *b*). Leur taille, très variable, dépasse en général de beaucoup celle des autres cellules de la même région, et aussi celle de leurs analogues chez divers autres *Psaronius* (*Ps. giganteus*, *asterolithus*...) (3), de telle sorte qu'on les aperçoit aisément à l'œil nu (4), sous l'aspect de taches brunes ou jaunâtres.

Cylindre central.

La section du cylindre central, dans les racines du *Ps. brasiliensis*, présente dans la plupart des cas un contour nettement polygonal (fig. 6 : ses sommets correspondent à ceux des faisceaux ligneux, et ses faces aux intervalles situés entre ces derniers.

Fig. 6. — *Ps. brasiliensis* (échantillon de Guillemin : coupe transversale) : étoiles ligneuses des racines nos 15 (à gauche) et 20 (à droite), dont les faisceaux constitutifs sont numérotés en chiffres romains. — On remarque, autour de celle de droite, le contour pentagonal du cylindre central.

L'étoile vasculaire ne peut être observée qu'avec un éclairement très faible, à cause des nombreuses concrétions qui masquent les parois de ses éléments. Le nombre de ses branches, c'est-à-dire des faisceaux qui la constituent, varie en général de 5 à 6 ; dans quelques cas, j'en ai compté 7 (ex. fig. 1, racine

(1) Stenzel, *Die Psaronien*... (*loc. cit.*), p. 111 et suiv.

(2) Cf. Zeiller, *Flore fossile d'Autun*... (*loc. cit.*) ; — et H. Graf zu Solms-Laubach, *Der tiefschwarze* Psaronius Haidingeri...(*loc. cit.*), p. 731.

(3) Cf. F. Pelourde, *Recherches comparatives*... (*loc. cit.*), fig. 1, 5, 6, 9, 10.

(4) Cf Zeiller, *Flore fossile d'Autun*... (*loc. cit.*), p. 253.

n° 8). En tout cas, elle est toujours continue au centre, et les espaces qui séparent ses pôles sont peu profonds. Il s'ensuit qu'elle représente dans son ensemble une masse trapue facile à distinguer de celle que l'on observe chez certaines autres espèces (*Ps. asterolithus*, *giganteus*...), où les différents faisceaux, séparés par des sinus beaucoup plus étendus dans le sens radial, sont parfois tout à fait isolés (1).

La racine n° 9 (fig. 1), bien que complètement développée et pourvue en particulier à sa périphérie d'une gaine scléreuse normale, possède seulement 4 faisceaux ligneux disposés en croix, suivant deux bandes diamétrales perpendiculaires l'une à l'autre. Les sommets de ces faisceaux correspondent, comme d'habitude, à ceux du cylindre central, dont la forme, dans le cas présent, est carrée.

L'appareil ainsi constitué est analogue à celui que M. de Solms-Laubach a rencontré parfois chez le *Psaronius Haidingeri* (2), et équivaut au double de la bande diamétrale bicentre que l'on observe dans les racines de l'immense majorité des *Eufilicinées*. Il importe de rappeler à ce propos que certains types, parmi ces dernières, peuvent posséder des faisceaux radiculaires triarches ou *tétrarches* (*Diptéridinées*, *Matoniacées*, *Gleichéniacées*, *Osmondacées*) (3). Il en est encore de même dans les racines d'un *Psaronius* très intéressant du westphalien inférieur de Vicoigne (département du Nord), décrit par M. Alfred Carpentier (4).

On trouve donc tous les intermédiaires, au point de vue du degré de complication des étoiles ligneuses radiculaires, entre les *Eufilicinées* et les *Marattiales* (*Marattiacées* et *Psaroniées*). Ceci est d'autant plus intéressant que, au point de vue de la structure des sporanges, des termes de passage analogues ont été rencontrés, d'une part entre les *Schizéacées* et les *Osmondacées* (*Kidstonia heracleensis* Zeiller, *Senftenbergia elegans* Corda), et d'autre part entre les *Osmondacées* et les *Marattiacées* (*Discopte-*

(1) Cf. F. Pelourde, *Recherches comparatives*... (*loc. cit.*), fig. 5, 6.

(2) *Der tiefschwarze* Psaronius Haidingeri... (*loc. cit.*), p. 729.

(3) Cf F. Pelourde, *Recherches comparatives sur la structure des Fougères fossiles et vivantes* (Ann. Sc. nat., Bot., 9e série, t. X, 1909, p. 133, 134, 137); — *Remarques à propos de quelques Fougères mésozoïques* (Ann. Sc. nat., Bot., 9e série, t. XIV, 1911, p. 93-95).

(4) *Découverte d'un* Psaronius *à structure conservée dans le westphalien inférieur du nord de la France* (C. R. Acad. des sc., 4 mars 1912, p. 671-673).

ris Rallii Zeiller, *Diplolabis*), de telle sorte que les *Eu-* et les *Leptosporangiées* constituent une série continue dans le temps (1).

En tout cas, les constatations de M. Carpentier, jointes à celles qu'a faites M. D. H. Scott sur la tige du *Psaronius Renaulti*, recueilli dans les « lower coal-measures » du Lancashire, et dont le bois se trouvait réduit à un simple faisceau annulaire (2), tendent bien à démontrer que la complication de l'appareil conducteur, dans la série des *Psaroniées*, diminue d'autant plus que l'on remonte davantage dans le passé.

Dans quelques racines de *Ps. brasiliensis* particulièrement bien conservées (ex. nº 7, fig. 1), j'ai remarqué, autour du cylindre central, un certain nombre d'assises de petites cellules allongées tangentiellement, et, entre les faisceaux ligneux, des restes de liber. Des vestiges analogues ont été signalés à plusieurs reprises dans d'autres échantillons, en particulier chez les *Psaronius radnicensis* Corda, *radiatus* Unger, *elegans* Corda (3), *Göpperti* Stenzel (4), *espargeollensis* B. Renault, *asterolithus* Cotta (5). M. de Solms-Laubach en a également observé chez le *Psaronius Haidingeri*, et surtout dans un spécimen très bien conservé du Musée de Rio de Janeiro (6).

ÉCHANTILLON DE MARTIUS

Les deux coupes transversales prélevées dans l'échantillon de Martius montrent que ce dernier comprend deux régions différentes, constituées, l'une par des racines analogues à celles de l'échantillon de Guillemin (« Innenwurzeln »), l'autre par des racines indépendantes (« Aussenwurzeln ») (fig. 7). Ces deux types de racines, qu'il est rare de rencontrer ainsi côte à côte dans les mêmes préparations, se distinguent, même à

(1) Zeiller, *Sur quelques Fougères houillères d'Asie-Mineure* (Bull. Soc. bot. France, t. XLIV, p. 205-218).

(2) D. H. Scott, *Studies in fossil botany*, 2e éd., p. 301, et fig. 114.

(3) Corda, *Beiträge zur Flora der Vorwelt*, p. 97, 102, 106, et pl. XXXI, fig. 3; XXXVII, fig. 5; XLIII, fig. 6, 7.

(4) Stenzel, *Ueber die Staarsteine* (Nova Acta Acad. Leop. Carol. nat. curios., t. XXIV, p. 873, et pl. XXXVII, fig. 2, 4).

(5) Zeiller, *Flore fossile d'Autun...* (*loc. cit.*), p. 241, 256, et pl. XXV, fig. 2 A.

(6) *Der tiefschwarze* Psaronius Haidingeri... (*loc. cit.*), p. 729, et fig. 5.

l'œil nu, sur les faces polies du spécimen en question, que l'on peut ainsi facilement orienter par rapport à la tige absente à laquelle il a appartenu (cf. fig. 7).

Les racines *incluses* dans un parenchyme fondamental concordent de tout point avec celles de l'échantillon de Guillemin, en particulier par la présence dans leur écorce

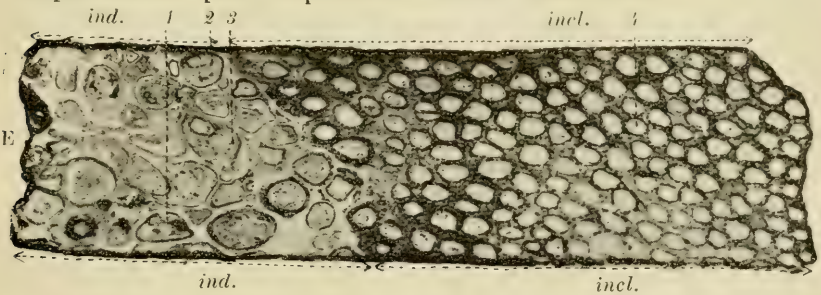


Fig. 7. — *Ps. brasiliensis* (échantillon de Martius : photographie, grandeur naturelle, de la coupe transversale n° 1446). — I, côté tourné vers la tige ; — E, côté externe ; — *incl.*, racines incluses dans un parenchyme fondamental (Innenwurzeln) ; — *ind.*, racines libérées les unes des autres (Aussenwurzeln). — Les régions occupées par ces deux sortes de racines se distinguent avec une grande netteté.

petites lacunes et de grosses cellules gommeuses très abondantes, et aussi par la forme trapue de leur étoile ligneuse, dont les branches sont séparées par des dépressions peu profondes.

Les racines *indépendantes* se distinguent des précédentes par leur direction plus oblique, par leurs fréquentes ramifications, et surtout par la présence, autour de leur gaine scléreuse, d'un anneau de parenchyme totalement dépourvu de prolongements rayonnants. Mais elles ne s'en éloignent par aucune différence anatomique essentielle. C'est ainsi que, dans leur écorce interne, on remarque des lacunes tout à fait semblables à celles qui ont été décrites antérieurement (p. 346 et fig. 4, 5).

En raison de leurs subdivisions plus ou moins abondantes, on en observe de tailles très diverses sur une même coupe (cf. fig. 7), et il n'est pas rare de rencontrer à leur intérieur la trace de radicelles en train de s'en séparer (ex. fig. 7 : racines n°s 1, 2, 3).

CONCLUSIONS

Parmi les principales conclusions qui ressortent du présent travail, il importe de retenir spécialement :

1° La parfaite identité, au point de vue spécifique, des deux échantillons de Martius et de Guillemin. Il me paraît impossible, après l'étude détaillée que j'ai faite, de douter un seul instant de cette identité, affirmée autrefois par Brongniart.

2° La grande netteté, dans l'échantillon de Guillemin, des expansions parenchymateuses de la tige et des racines, qui rendaient ces dernières coalescentes durant la plus grande partie de leur longueur.

3° La présence constante de lacunes dans l'écorce interne des racines. Cette constatation est d'autant plus importante que, dans la dernière classification établie par Stenzel, le *Ps. brasiliensis* est considéré comme possédant dans ses racines un parenchyme exclusivement compact (1).

4° La grande taille des cellules gommeuses, et leur réunion fréquente par 2 ou par 3.

5° La forme des étoiles ligneuses et le peu de profondeur de leurs sinus interpolaires.

L'ensemble de ces trois derniers caractères peut suffire, en l'absence de la tige, à distinguer le *Ps. brasiliensis* de tous les autres types connus du même genre.

D'une manière générale, l'application de l'étude des racines de *Psaronius* à la systématique, dont j'ai déjà montré l'importance à propos d'autres espèces (2), présente un intérêt d'autant plus grand que ce sont des paquets de ces organes qui constituent à eux seuls la plupart des fossiles rapportés au genre en question.

(1) Stenzel, *Die Psaronien...* (*loc. cit.*), p. 118.

(2) F. Pelourde, *Recherches comparatives sur la structure de la racine chez un certain nombre de* Psaronius (*loc. cit.*).

NOTE SUR LES DIXYLÉES

Par François PELLEGRIN

Le savant botaniste Pierre, dans ses recherches sur la flore de l'Afrique occidentale, attachait une grande importance, au point de vue de la classification et des affinités, au nombre de « faisceaux libéro-ligneux ou de méristèles » (1) que la feuille prend à la tige au niveau du nœud. Par ces considérations, il avait été amené à créer, dans le Bulletin de la Société Linnéenne de Paris, II, p. 1255 (1896), les trois sous-classes des *Monoxylées* ou *Monophalangoxylées*, des *Dixylées* ou *Diphalangoxylées* et des *Trixylées* ou *Triphalangoxylées*, qui lui permirent de grouper la classe des *Dicotylédones* de la manière suivante (2) :

« Les *Monoxylées*, qui comprennent les Conifères, les Gnétacées, les Santalacées, les Opiliacées, les Loranthacées..., les Rubiacées..., les Thyméléacées, les Styracées, les Théacées, les Capparidacées, les Oléacées, les Célastracées, les Myrtacées, les Guttifères, les Rhizophoracées, les Combrétacées.

« Les *Dixylées*, dans lesquelles jusqu'ici je ne vois à placer que les *Panda*, *Microdesmis* et Chaillétiacées [= Dichapétalacées].

« Les *Trixylées*, qui comprennent les Sapindacées, les Méliacées, les Ilicinées, les Ébénacées (3), les Linacées, les Rhamnacées, les Sapotacées, les Verbénacées, les Flacourtiacées (4), les Malvales, les Euphorbiacées, les Cupulifères, les Artocarpées, les Platanacées, les Ombellales, les Hamamélidacées, les Magnoliacées, les Drymitacées, les Dilléniacées, les Légumineuses, etc. »

Pierre exagérait peut-être l'importance de cette « classifi-

(1) Pierre emploie d'abord le terme de *faisceaux libéro-ligneux*, puis, après les travaux de M. Van Tieghem, il adopte le mot *méristèle*.

(2) Pierre, dans le *Bull. de la Soc. Linnéenne de Paris*, II, p. 1256, 1896.

(3) Pierre, *loc. cit.*, p. 1285, retire les Ébénacées des Trixylées et les range parmi les Monoxylées.

(4) Pierre, *loc. cit.*, p. 1296, déclare les Flacourtiacées monoxylées.

cation, basée, écrivait-il, sur des principes autrement positifs que ceux fournis par l'organographie » et sur laquelle il revint souvent par la suite (1). Néanmoins la considération des rapports vasculaires entre la tige et la feuille est fort intéressante et malheureusement passée sous silence dans beaucoup de descriptions de morphologie interne. Ce sont ces relations de tige à feuille, dans le petit groupe des *Dixylées*, qui font l'objet de la présente Note.

S'opposant à toutes les autres Dicotylédones, les Dixylées comprennent seulement les deux familles des *Pandacées* et des *Dichapétalacées* [= *Chaillétiacées*], qui se distinguent entre elles par la position de la radicule dans la graine, mais qui présentent *d'après Pierre* le même mode d'insertion foliaire, qu'il décrit de la façon suivante (2) : « Les Chaillétiacées, comme les *Panda*, comme les *Microdesmis*, ce dernier placé à tort parmi les Euphorbiacées, qui sont des Malvales, reçoivent du bois deux faisceaux, l'un pour la feuille et l'autre pour la stipule. Un troisième faisceau, dormant au bord du bois, ne prendra son essor dans l'écorce que dans l'entre-nœud suivant. »

J'ai voulu vérifier ce caractère commun aux deux familles et l'étude successive de chacun des genres qui les composent ne m'a pas amené aux mêmes conclusions que Pierre.

1° Pandacées. — Je me suis d'abord occupé du *Panda oleosa* Pierre dont la position systématique est douteuse et qui a été l'objet de plusieurs travaux dont certains tout récents (3). Pierre insiste sur la dixylie de cette espèce et l'on peut lire dans la diagnose même : « Lignum fasciculos 2, alterum in folium, alterum in stipulam decurentes, emittit. »

Or, en observant comme Pierre les mêmes échantillons récoltés par Klaine aux environs de Libreville, ainsi que d'autres

(1) Pierre, dans le *Bull. de la Soc. Linnéenne de Paris*, p. 1256, 1259, 1265 1285, 1291, etc.

(2) Pierre, *loc. cit.*, p. 1256.

(3) Voy. pour l'anatomie : Guillaumin. Le Porphyranthus est-il une Burséracée? dans Morot, *Journ. de Bot.*, p. 289, 1908. — Perrot, Les caractères histologiques du *Panda oleosa* Pierre... dans le *Bull. Soc. Bot. de France*, p. 159, 1912. — Pour la systématique, outre la note de Pierre déjà citée : Chevalier et Guillaumin, Pandacées, dans le *Bull. Soc. Bot. de France*, Mémoire 8d, p. 202, 1911. — Engler, *Panda oleosa* Pierre ein Oelsamenbaum Westafrikas, in Notizblatt, p. 274, 1912.

recueillis par Thollon dans l'Ogooué, j'ai pu constater qu'il s'était laissé tromper par les apparences.

En effet, les feuilles simples du *Panda oleosa* Pierre, qui rappellent tout à fait par la forme celles de l'Euphorbiacée de la même région : le *Drypetes gabonensis* Hutchinson, ont un mode de végétation un peu spécial ; elles poussent sur des rameaux courts très semblables au pétiole commun d'une feuille composée, étalées dans un plan (1). Cette orientation vers la lumière est obtenue par une torsion du pétiole avant même sa séparation de la tige. Aussi la trace foliaire est oblique.

A la base du pétiole, se détachent deux stipules minuscules, velues, bien visibles à la loupe, très rapidement caduques. Ces stipules, je les ai recherchées vainement sur des échantillons de Klaine N°s 113, 288, 837, 2611, 2872, provenant du Gabon, ou de Zenker N°s 1276, 1698, 3851, 4017 du Cameroun, reçus de l'herbier de Berlin ; elles étaient tombées toutes. C'est ce qui fait mettre leur existence en doute par Engler (2). Mais elles étaient bien conservées sur un échantillon de l'Ogooué rapporté par Thollon, N° 127. Leur présence permet de remarquer que le nœud n'est pas perpendiculaire à l'axe du rameau, mais il est oblique. Si l'on observe la trace laissée par une feuille tombée, l'une des stipules se trouve à la base, l'autre au contraire est situées plus haut, et se détache tout au sommet de cette cicatrice ; elle semble au-dessus du nœud. A chacune de ces stipules correspond une nervure un peu saillante, s'arquant au niveau de la trace foliaire. Faisons une série de coupes transversales de bas en haut dans la région d'un nœud de tige, comme le fit Pierre, d'après des préparations de lui que j'ai retrouvées : nous rencontrons d'abord, à la base, un faisceau I qui se détache dans l'écorce et correspond à la stipule inférieure. Un large faisceau médian II se détache presque en même temps. Un troisième faisceau III indique seulement son mouvement de séparation et fait un angle dans l'écorce, mais n'y est pas isolé.

Un peu plus haut, les deux faisceaux I et II se fusionnent, le faisceau I ayant envoyé une ramification à la stipule. Comme

(1) Voy. Guillaumin et Chevalier, *loc, cit.*, p. 204.
(2) Engler, *loc. cit*, p. 274.

l'a très bien vu Pierre, le troisième faisceau III n'est pas encore séparé dans l'écorce.

Jusqu'ici nous avons donc une Dixylée et Pierre s'en est tenu là dans ses observations, probablement parce que la stipule supérieure, déjà tombée sur ses échantillons, lui avait échappé. Mais continuons nos coupes en série. Lorsque nous arrivons au sommet de la trace foliaire, vers la naissance de la stipule supérieure, nous constatons alors que le faisceau III se détache nettement dans l'écorce. Comme l'avait fait le faisceau I, il s'arque et se fusionne au faisceau médian II, ayant envoyé en chemin une ramification à la stipule supérieure.

La totalité des faisceaux que la feuille prend à la tige est donc de *trois*, dont l'un est particulièrement retardé, mais appartient tout de même indubitablement à la feuille. Du reste, on peut s'en rendre compte en effectuant des coupes dans la région d'un nœud de tige, non pas transversales, mais obliques, passant en même temps par les deux bases des stipules. La coupe alors montre évidemment que le *Panda oleosa* est, sans hésitation, non pas une *Dixylée*, mais une *Trixylée*.

A côté des *Panda*, complétant la famille des Pandacées, Pierre met le genre *Microdesmis* dont « le cylindre central émet trois faisceaux, mais deux seulement passent dans l'écorce. Du moins le troisième reste (alors que les deux autres sont fusionnés dans l'écorce) dans une partie anguleuse du cylindre central, sans se détacher du péricycle et sans être dans l'écorce. Ce concours de deux seuls faisceaux pour former le cylindre du pétiole se remarque chez le *Panda*, plante également à fruit à trois loges, à endocarpe ligneux, à embryon concave, albuminé, à radicule infère et dont les feuilles sont *manifestement dentées*. Le troisième faisceau reste au bord du cylindre central, entouré par le péricycle, alors que les deux autres se sont fusionnés dans le pétiole. Il est donc manifeste que chez ces deux genres il y a affinités (1) ». Je me suis demandé si les *Microdesmis* africains vus par Pierre étaient dixylés.

Ce genre, que des auteurs récents laissent parmi les Euphor-

(1) Pierre, Notes manuscrites accompagnant dans l'herbier du Gabon, actuellement au Muséum de Paris, un *Microdesmis puberula* Hook f. nos 97 et 136 [Klaine].

biacées (1), comprend deux espèces pour l'Afrique, le *M. puberula* Hook. f. et le *M. Zenkeri* Pax. Cette dernière espèce a été considérée ensuite par Pax lui-même (2) comme synonyme de la première, tandis que Hutchinson, plus récemment (3), la conserve comme distincte. Quoi qu'il en soit, j'ai observé des échantillons de ces deux espèces ou sous-espèces. Or le *M. Zenkeri*, aussi bien dans les échantillons vus par Pierre, N° 1544 [Klaine], que dans ceux déterminés par Hutchinson, N°s 1559 et 3731 [Klaine], présente, non pas deux faisceaux foliaires, mais un large faisceau médian et deux plus petits latéraux. Les deux latéraux envoient une branche à chaque stipule et une autre au pétiole où elles se confondent avec l'unique faisceau médian pétiolaire, mais, là comme dans les *Panda*, l'un des faisceaux latéraux est plus ou moins en retard sur les autres. Pour le *M. puberula* Hook f., j'ai fait des coupes dans des plantes déterminées par Hutchinson, du Lagos [Rowland] et dans d'autres portant de la main de Pierre *M. puberula* Hook. f. (?) N°s 97 et 136, année 1895 [Klaine] accompagnées des notes citées plus haut et je me suis assuré que cette espèce était encore *trixylée*.

La troisième et dernière espèce de ce genre, le *M. casearia-folia* Planch., n'est pas africaine. Des échantillons de l'Herbier Helfer, N° 4914 de Tenasserim, possèdent, tout comme le *Panda*, deux petites stipules placées à des hauteurs différentes sur la tige, l'une en dessus, l'autre en dessous de la base du pétiole. L'apparence, dans une série de coupes transversales de bas en haut, est d'abord celle d'une Dixylée, mais le troisième faisceau stipulaire se détache de la tige tout comme dans les cas précités. Là encore, il y a *trixylie*.

Enfin, il y a une Euphorbiacée que certains auteurs ont confondue avec les *Microdesmis* : c'est l'*Actephila reticulata* Pax. J'ai vérifié qu'elle était, elle aussi, *trixylée*.

2° Dichapetalacées [= Chailletiacées]. — La famille des Dichapétalacées comprend trois genres : *Dichapetalum*, *Tapura*, *Stephanopodium*.

(1) Pax, Monographie des Euphorbiaceæ-Cluytieæ in Engler, Pflanzenreich, p. 106, 1911. — Hutchinson, Euphorbiaceæ in Thiselton-Dyer, Flora of Trop. Africa, vol. VI, sect. I, p. 741, 1912.

(2) Pax, *loc. cit.*, p. 106, 1911.

(3) Hutchinson, *loc. cit.*, VI, sect. I, p. 741, 1912.

Le nombre des espèces de *Dichapetalum*, le plus important de ces trois genres, étant considérable, je ne les ai pas examinées toutes, mais j'ai recherché celles que Pierre avait observées, d'après ses préparations conservées, comme je l'ai dit déjà plus haut, à l'Herbier du Muséum. Je n'en ai trouvé que deux : l'une était le *D. cinereum* Engler N° 799 [Klaine], du Gabon; l'autre ne portait pas de nom spécifique, mais seulement la mention : *Dichapetalum*, Herbier Pierre N° 2780, sans autre détermination. Or, la première de ces espèces, le *D. cinereum* Engl. a trois faisceaux foliaires à chaque nœud. L'autre portait une petite note de Pierre ainsi conçue : « Bois fournit au pétiole trois faisceaux »; nous avions donc affaire à une Trixylée et cette note montre que Pierre, peut-être après coup, s'était aperçu que certains *Dichapetalum* avaient trois faisceaux foliaires. Il les aurait donc peut-être de lui-même retranchés des Dixylées.

Voulant savoir si la trixylie était le cas général, j'ai fait des coupes et j'ai trouvé trois faisceaux allant au pétiole dans les *Dichapetalum* du Gabon suivants :

D. angolense Welwitsch var. *subglabrum* N° 2519 [Klaine];
D. cinereum Engler N°s 799 et 2334 [Klaine];
D. Dusenii Engler N° 2590 [Klaine];
D. Klainei Pellegrin N° 1236 [Klaine];
D. rufipile (Turcz) Engl. N° 3191 [Klaine];
D. spathulatum Engl. var. *integrum* Pierre, N° 1911 [Klaine];
D. Zenkeri Engler N° 2934 [Klaine].

Je n'ai rencontré, chez aucune espèce, de dixylie, mais souvent un retard plus ou moins grand de l'un des faisceaux stipulaires. De même j'ai constaté que les *Tapura capitulifera* H. Baillon, *T. amazonica* Pœpp et Endl. et le *Stephanopodium Blanchetianum* H. Baillon, du Brésil, n'étaient pas des Dixylées.

Conclusions :

1° Les *Pandacées* ne sont pas dixylées, mais trixylées;

2° Chacun des genres de *Dichapétalacées* a un certain nombre d'espèces [probablement toutes, mais je ne l'ai pas vérifié chez toutes] trixylées;

3° Dans la plupart des cas (tous ceux que j'ai examinés, mais je ne les ai pas examinés tous), la pseudo-dixylie n'est

chez les Dicotylédones (1), qu'un cas un peu particulier d'un mode beaucoup plus général : la *trixylie*, dans lequel l'un des trois faisceaux qui vont à la feuille est retardé dans sa course et se détache plus haut que les deux autres à cause d'une torsion de la base du pétiole.

De ces faits découle l'impossibilité de conserver les Dixylées en tant que sous-classe au sens de Pierre. Malgré cette constatation, il y a des rapports certains entre les *Microdesmis* et les *Panda* et même les *Dichapétalacées*. Ces plantes ne se trouvent pas isolées parmi les Dicotylédones et ne méritent pas une place en série spéciale. Peut-être devrait-on les rapprocher comme le firent Baillon (2) et Engler (3) des *Euphorbiacées*, en tenant compte, pourtant, des ovules transpariétés des *Dichapétalacées* (4). Tout en conservant au *Panda* une place à part, voisine des *Microdesmis*, on laisserait ce dernier genre parmi les *Euphorbiacées*, comme cela a été fait récemment par Pax (5) et par Hutchinson (6).

(1) La dixylie existe pourtant par ailleurs. Certaines Gymnospermes : les Cycadacées et les Gimkgo, en sont un exemple.

(2) Baillon, dans l'Histoire des Plantes, vol. V, p. 139, met les *Dichapétalacées* parmi les *Euphorbiacées*.

(3) Engler, *loc. cit.*, p. 276, propose de créer, pour le *Panda*, l'ordre des Pandales, voisin de celui des Géraniales, qui comprend, comme on le sait, les *Euphorbiacées*.

(4) Cf. Van Tieghem, Structure de l'ovule des *Dichapétalacées* in Morot, Journal de Botanique, XVII, p. 229, 1903.

(5) Pax. *loc. cit.*, p. 106, 1911.

(6) Hutchinson, *loc. cit.*, p. 741, 1912.

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DES CRASSULACÉES MALGACHES

Par Raymond HAMET et PERRIER DE LA BATHIE

Kalanchoe Rolandi-Bonapartei R. H. et P. B.

Le *Kalanchoe Rolandi-Bonapartei* est une grande plante, haute de 1 à 2 mètres, dont les tiges assez robustes, sous-ligneuses à la base, sont couchées sur les rochers dans leur partie inférieure, puis érigées dans leur partie médiane et supérieure; leur diamètre est de 5 millimètres à la base et de 3 millimètres au milieu.

Les feuilles glabres sont opposées et assez régulièrement espacées; les entre-nœuds sont longs de 2 à 8 centimètres, les supérieurs étant généralement plus allongés que les inférieurs. Les feuilles inférieures, tombées au moment de la floraison, sont nettement pétiolées: le pétiole très distinct du limbe est assez grêle, mais il s'élargit beaucoup à la base où ses bords internes se soudent complètement avec ceux de la base semblablement élargie du pétiole correspondant, formant ainsi une sorte de plateau circulaire et épais qui entoure la tige; la longueur du pétiole est de 33 millimètres, sa largeur, de $2^{mm},60$, dans la partie grêle, et de 10 millimètres, dans la partie basilaire élargie; le limbe ové-oblong, légèrement cordé à la base, très obtus au sommet, est garni sur ses bords de nombreuses crénelures obtuses; plus haut que large, il mesure 89 millimètres de longueur et 33 millimètres de largeur. Les feuilles médianes possèdent un limbe ové-oblong, plus haut que large, atténué à la base et très obtus au sommet, à bords pourvus de nombreuses crénelures arrondies, mesurant 49 millimètres de longueur et $19^{mm},25$ de largeur; leur pétiole très large, haut de 11 millimètres et large de 10 millimètres, est suborbiculaire,

rétréci à sa partie supérieure où il se raccorde au limbe et à sa partie inférieure où il entoure la tige et se soude par l'extrémité de ses bords internes à ceux du pétiole correspondant : on a ainsi, non plus comme dans les feuilles inférieures un plateau circulaire entourant la tige, mais un plateau panduriforme ou plutôt en forme de ∞ et dont la partie étranglée correspond à la limite des deux pétioles. Les feuilles situées à la base des premiers pédoncules de l'inflorescence, ainsi que les bractées, ont des bords entiers ; elles sont sessiles, oblongues-linéaires, un peu rétrécies au-dessous du milieu, puis élargies à la base, subobtuses au sommet et plus hautes que larges ; leur longueur est de $4^{mm},60$ à $5^{mm},20$, leur largeur, de $1^{mm},20$ à $1^{mm},40$. Les cicatrices, laissées par les feuilles opposées, forment un anneau évidé et sinueux qui entoure complètement la tige.

L'inflorescence, qui termine la tige, est une panicule lâche, composée d'un petit nombre de pédoncules opposés terminés par des cymes bipares simples ; elle mesure $7^{cm},5$ à 12 centimètres de hauteur et 6 centimètres à $9^{cm},5$ de largeur. Les pédicelles, glabres et grêles, sont longs de 8 à 11 millimètres.

Le calice glabre se compose d'un tube beaucoup plus bref que les segments, long de $1^{mm},20$ à $1^{mm},40$, et de quatre segments, non appliqués exactement contre la corolle, longuement deltoïdes ou ovés-deltoïdes, aigus et presque acuminés au sommet, plus hauts que larges, longs de 6 millimètres à $6^{cm},50$, larges de $2^{mm},70$ à $3^{mm},20$.

Plus longue que le calice, la corolle poculiforme, légèrement atténuée dans sa partie inférieure, est colorée en jaune-brunâtre ; intérieurement, elle est veinée de rouge et couverte de rares petits poils glanduleux simples et lisses ; son tube, plus long que les segments et haut de $11^{mm},60$ à $12^{mm},30$, porte dans sa partie inférieure et en face des filets oppositipétales quatre côtes assez saillantes ; ses segments, très largement ovés, sont rétrécis à la base et très obtus au sommet où ils se terminent par un petit mucron ; ils sont un peu plus hauts que larges, aussi hauts que larges ou un peu plus larges que hauts ; leur longueur varie de $6^{mm},20$ à $6^{mm},70$, leur largeur, de $5^{mm},80$ à $6^{mm},80$.

L'androcée se compose de huit étamines libres entre elles, bien que les bases de leurs filets soient presque contiguës. Le sommet des filets oppositipétales, insérés au-dessous du milieu du tube corollin, dépasse un peu le milieu des segments de la corolle ; ces filets sont grêles, sauf dans la partie basilaire où ils s'élargissent brusquement ; leur partie soudée varie de 2^{mm}, à $2^{mm},30$ de longueur, leur partie libre, de $12^{mm},25$ à 13 millimètres ; leur largeur est de $0^{mm},60$ à $0^{mm},65$ au milieu et de $1^{mm},20$ à $1^{mm},35$ à la base. Le sommet des filets alternipétales, insérés un peu plus bas que les filets oppositipétales dépasse un peu le sommet de ces derniers ; ils sont grêles, mais s'élargissent peu à peu dans la partie basilaire ; dans leur partie soudée, ils font saillie à l'intérieur du tube de la corolle jusqu'à la base de celui-ci ; la longueur de leur partie soudée est de 2 millimètres à $2^{mm},30$, celle de leur partie libre de $12^{mm},25$ à 13 millimètres ; leur largeur est de $0^{mm},60$ à $0^{mm},65$ au milieu et de $1^{mm},20$ à $1^{mm},35$ à la base. Les anthères réniformes, un peu plus larges que hautes, sont longues de $1^{mm},60$ et larges de $1^{mm},70$.

Les carpelles, soudés entre eux sur une petite partie de leur longueur, sont appliqués les uns contre les autres ; ils sont ovés-lancéolés, rétrécis à la base et atténués au sommet en styles, qui, un peu plus longs qu'eux, sont terminés par des stigmates à peine dilatés ; la partie soudée des carpelles est haute de 1 millimètre à $1^{mm},30$; leur partie libre est longue de $6^{mm},40$ à $6^{mm},70$ et large de 2 millimètres ; la longueur des styles varie de $7^{mm},80$ à $8^{mm},55$. Dans chaque carpelle, les placentes sont constitués par deux grêles cordons verticaux, parallèles à chacun des bords internes des carpelles et garnis d'ovules sur toute leur longueur.

Les écailles subrectangulaires ou subtrapéziformes, émarginées au sommet, un peu plus larges que hautes, mesurent 1 millimètre de hauteur et $1^{mm},20$ à $1^{mm},65$ de largeur.

Les ovules sont très nombreux dans chaque carpelle.

Cette espèce, qui est dédiée à M. le prince Roland Bonaparte, a été découverte, en mai 1909, par M. Perrier de la Bâthie, sur les rocailles et les coulées de lave voisines des torrents, sur le mont Antsatrotro, dans le massif de Manongarivo.

Kalanchoe Gastonis-Bonnieri R. H. et P. B.

Les plantes stériles ont des tiges très brèves et des entre-nœuds presque nuls ne dépassant pas 5 à 7 millimètres, de sorte que les feuilles, bien qu'opposées, semblent rosulées. Lorsque la plante doit fleurir, la tige, très brève jusqu'alors, s'allonge beaucoup et atteint 50 à 62 centimètres; les entre-nœuds sont alors longs de 2 centimètres à $11^{cm},5$, les supérieurs étant plus longs que les inférieurs. Les tiges sont robustes; leur diamètre est de 12 millimètres, à la base, et de 7 millimètres, au milieu.

Les feuilles, toujours opposées, sont épaisses, blanchâtres et farineuses. Le pétiole, à peine distinct du limbe, si ce n'est par l'absence de crénelures, est large et encore élargi à la base; il mesure $3^{cm},5$ à $6^{cm},3$ de hauteur et $1^{cm},7$ de largeur à la base, $1^{cm},3$ à $1^{cm},35$, au milieu. Le limbe, ové-lancéolé, plus haut que large, rétréci à la base et subaigu au sommet, est garni sur les bords de larges crénelures obtuses, il mesure $13^{cm},5$ à $16^{cm},5$ de hauteur et $4^{cm},7$ à $5^{cm},5$ de largeur. Les cicatrices foliaires des deux feuilles opposées forment un anneau évidé et sinueux qui entoure la tige.

L'inflorescence, qui termine la tige, est un corymbe assez lâche, haut de 28 centimètres et large de $15^{cm},50$. Les pédicelles glabres, assez grêles, atteignent 10 millimètres de longueur.

Le calice glabre, campanulé-urcéolé, se compose d'un tube plus long que les segments, haut de $13^{mm},75$ à $15^{mm},20$, et de quatre segments deltoïdes, aigus-acuminés au sommet, un peu plus hauts que larges, longs de $5^{mm},60$ à 6 millimètres, et larges de $4^{mm},80$ à $5^{mm},30$.

La corolle, plus longue que le calice, colorée en rouge pâle, subtubuleuse mais nettement étranglée au-dessous du milieu, est rétrécie brusquement à la base en un bref petit tube, dont l'existence donne à la corolle une apparence stipitée; elle est couverte de petits poils nombreux, glanduleux, simples et lisses; son tube, plus long que les segments, haut de 29 à 30 millimètres, est pourvu, dans sa partie inférieure et en face des filets oppositipétales, de quatre côtes assez saillantes;

ses segments subsemiorbiculaires, brusquement acuminés au sommet, ont des bords légèrement sinueux dans la partie supérieure ; un peu plus hauts que larges, ils mesurent 9 à 11 millimètres de longueur et $5^{mm},70$ à $7^{mm},50$ de largeur.

Le sommet des filets oppositipétales, insérés bien au-dessous du milieu du tube corollin, n'atteint pas le milieu des segments de la corolle ; ces filets sont grêles, mais, à la base, ils s'élargissent un peu, quoique non brusquement ; leur partie soudée est longue de $7^{mm},30$ à $7^{mm},50$, leur partie libre, de 25 millimètres à $26^{mm},50$; ils sont larges de $0^{mm},55$ à $0^{mm},60$ au milieu et de 1 millimètre à la base. Les filets alternipétales sont insérés un peu plus haut que les filets oppositipétales, mais, étant un peu plus brefs que ces derniers, ils atteignent à peu près le même niveau ; ils sont grêles sur toute leur longueur, et à peine plus larges à la base qu'au milieu ; dans leur partie soudée, ils font une très légère saillie à l'intérieur du tube de la corolle, jusqu'à la base de celui-ci ; leur partie soudée est longue de 9 à 10 millimètres, leur partie libre, de 24 à 25 millimètres ; leur largeur est de $0^{mm},40$ à $0^{mm},50$ au milieu, de $0^{mm},50$ à $0^{mm},60$ à la base. Les anthères, réniformes-ovées-oblongues, plus hautes que larges, sont longues de $2^{mm},65$ à $3^{mm},20$ et larges de $1^{mm},50$ à 2 millimètres.

Les carpelles, assez longuement soudés entre eux à la base, sont ovés, rétrécis dans leur partie inférieure et assez longuement atténués, au sommet, en styles plus longs qu'eux ; leur partie soudée est longue de 2 millimètres à $2^{mm},20$; leur partie libre, de $16^{mm},50$ à 24 millimètres. Dans chaque carpelle, les placentes sont constitués par deux cordons grêles et verticaux, presque parallèles, quoique un peu incurvés en dedans vers la base, à chacun des deux bords internes des carpelles.

Les écailles, subsemiorbiculaires ou subtrapéziformes, sont émarginées au sommet, aussi hautes que larges ou un peu plus larges que hautes ; elles mesurent $1^{mm},20$ à 2 millimètres de hauteur et $1^{mm},20$ à $2^{mm},10$ de largeur.

Les graines, très nombreuses dans chaque carpelle, sont obovées, très obtuses au sommet et atténuées à la base ; leur test, couvert de rides longitudinales, nombreuses et peu saillantes, s'applique exactement sur l'amande ; ces graines

mesurent $0^{mm},80$ de longueur et $0^{mm},30$ de largeur.

Cette espèce porte le nom de M. Gaston Bonnier, membre de l'Institut, professeur de botanique à la Sorbonne. M. Perrier de la Bâthie en a récolté deux échantillons, le premier, en août 1905, sur les gneiss découverts de Tampoketsa, dans la vallée du Bemarivo, le second, en août 1906, sur les gneiss des rives de l'Ampasimentera.

Kalanchoe Bouvieri R. H et P. B.

Le seul échantillon connu de cette espèce possède une tige simple à la base, puis divisée, à une hauteur de 40 centimètres, en deux rameaux longs de 20 centimètres. Le diamètre de la tige, glabre et assez grêle, est de 5 millimètres à la base et de 3 millimètres au milieu.

Les feuilles, assez régulièrement espacées, sont opposées et pétiolées. La hauteur des entre-nœuds varie de 2 à 4 centimètres. Les feuilles médianes ont un pétiole grêle, à peine dilaté à la base, long de 25 à 30 millimètres, large de 3 millimètres à la base et de 2 millimètres au milieu: leur limbe, plus haut que large, long de 35 à 40 millimètres et large de 17 à 28 millimètres, est suboblong, obtus au sommet, pourvu à la base de deux auricules simples ou bilobées, et garni sur les bords de nombreuses crénelures assez larges. Les feuilles supérieures ont un pétiole grêle, à peine dilaté à la base, haut de 17 millimètres, large de 2 millimètres à la base et de $1^{mm},5$ au milieu; leur limbe, plus haut que large, ové-oblong, à peine auriculé à la base, à bords couverts de nombreuses petites crénelures, mesure 25 millimètres de hauteur et $10^{mm},50$ de largeur. Les cicatrices foliaires, peu distinctes, ont la forme d'un croissant; les deux cicatrices opposées ne se rejoignent point par leurs bords.

L'inflorescence, qui termine la tige, est un corymbe lâche, haut de 5 centimètres et large de 7 à 8 centimètres, composé de quatre pédoncules primaires, opposés deux par deux, et terminés par une cyme bipare. Les pédicelles, grêles, sont hauts de 13 à 17 millimètres, et portent quelques rares poils glanduleux, simples et lisses.

Le calice, glabre, campanulé, non appliqué exactement sur

la corolle, est composé d'un tube un peu plus haut que les segments, long de $5^{mm},20$ à $7^{mm},25$, et de quatre segments, semi-orbiculaires-deltoïdes, à bords entiers, non rétrécis à la base, apiculés au sommet, un peu plus hauts que larges ou un peu plus larges que hauts, longs de 5 millimètres à $6^{mm},80$, larges de $5^{mm},60$ à $6^{mm},60$.

La corolle est glabre; son tube, beaucoup plus bref que les segments, est campanulé, haut de $3^{mm},40$ à $3^{mm},60$; ses segments, beaucoup plus hauts que larges, linéaires, atténués dans la partie inférieure, puis légèrement dilatés à la base elle-même, ont un sommet arrondi, très obtus, pourvu au milieu d'un léger apicule; ces segments mesurent de 20 à 22 millimètres de hauteur et de 4 millimètres à $4^{mm},10$ de largeur.

Le sommet des filets oppositipétales, insérés un peu au-dessous de la base des segments de la corolle, atteint presque l'extrémité desdits segments; droits et appliqués contre les segments de la corolle, ils sont grêles sur toute leur longueur, à peine plus larges à la base qu'au milieu; la longueur de leur partie soudée est de $3^{mm},20$ à $3^{mm},30$, celle de leur partie libre, de 20 millimètres à $21^{mm},50$; leur largeur est de $0^{mm},35$ à $0^{mm},40$ au milieu et de $0^{mm},45$ à $0^{mm},52$ à la base. Dans leur partie soudée, les filets alternipétales font saillie à l'intérieur du tube corollin jusqu'à la base de celui-ci; leur partie libre présente une particularité extrêmement remarquable : insérés au sommet du tube de la corolle, ils sont érigés sur une très petite longueur, puis ils dessinent un coude très net qui sort de la corolle et s'applique contre le calice, enfin ils se redressent et pénètrent à nouveau à l'intérieur de la corolle; ils sont grêles sur toute leur longueur, à peine plus larges à la base qu'au milieu; leur sommet est un peu inférieur à celui des filets oppositipétales; leur partie soudée est longue de $3^{mm},4$ à $3^{mm},6$, leur partie libre de 20 millimètres à $21^{mm},5$; ils sont larges de $0^{mm},35$ à $0^{mm},4$ au milieu et de $0^{mm},45$ à $0^{mm},52$ à la base. Les anthères, longuement réniformes-ovées, plus hautes que larges, mesurent 2 millimètres de hauteur et $1^{mm},40$ de largeur.

Les carpelles, soudés entre eux, à la base, sur une petite partie de leur longueur, sont appliqués les uns contre les

autres ; ils sont linéaires-oblongs, rétrécis à la base et au sommet ; leur partie soudée est haute de $1^{mm},20$ à $1^{mm},80$; leur partie libre est longue de $3^{mm},80$ à $4^{mm},40$, et large de 2 millimètres. Les styles, bien plus longs que les carpelles, sont grêles, hauts de 17 millimètres à $18^{mm},75$, et terminés au sommet par un stigmate à peine dilaté. Dans chaque carpelle, les placentes sont constitués par deux cordons grêles et verticaux, presque parallèles, quoique un peu incurvés en dedans dans leur partie inférieure, à chacun des deux bords internes des carpelles ; ces placentes portent des ovules sur toute leur longueur.

Les écailles sont linéaires-subtrapéziformes, légèrement émarginées au sommet, plus hautes que larges, longues de $1^{mm},45$ à $1^{mm},70$ et larges de $0^{mm},80$ à $0^{mm},85$.

Les graines, très nombreuses dans chaque follicule, sont obovées, atténuées à la base et très obtuses au sommet ; leur test, couvert de rides longitudinales assez nombreuses et peu saillantes, s'applique exactement sur l'amande ; les graines mesurent $0^{mm},60$ de haut et $0^{mm},30$ de large.

Cette espèce, dédiée à M. Bouvier, membre de l'Institut, professeur au Museum d'Histoire Naturelle, a été récoltée, en juillet 1910, par M. Perrier de la Bâthie, sur les rocailles des bords de l'Imaloto.

Kalanchoe Guignardi R. H. et P. B.

Le *Kalanchoe Guignardi* est une liane pendant à 4-5 mètres de haut. La tige, glabre et rougeâtre, est grêle, ne dépassant pas $1^{mm},6$ de diamètre, dans la partie médiane et $3^{mm},25$ à la base.

Les feuilles, glabres, opposées et légèrement réfléchies sur la tige, sont assez régulièrement espacées. Les entre-nœuds supérieurs varient de 5 centimètres à $8^{cm},5$, de 2 centimètres à $3^{cm},6$ ou de $2^{cm},2$ à 4 centimètres, suivant les spécimens. Le limbe, oblong ou ové-oblong, plus haut que large, possède des bords entiers ou pourvus au sommet de quelques rares crénelures larges et peu distinctes ; sa longueur varie de 17 à 64 millimètres, sa largeur de $8^{mm},5$ à $35^{mm},5$; dans sa partie inférieure, il est atténué, plus ou moins insensiblement ; en

un large pétiole à peine dilaté à la base et peu distinct du limbe, haut de $3^{mm},5$ à 12 millimètres, large de $2^{mm},6$ à $4^{mm},6$. Au nœud, la tige est nettement renflée; lorsque les feuilles tombent, un bourrelet très net subsiste au-dessus et au-dessous de la cicatrice annulaire qu'elles laissent sur la tige.

La tige est terminée, au sommet, par une cyme bipare feuillée, très lâche, et très pauciflore, haute de 3 centimètres à $7^{cm},5$, large de 7 à 17 centimètres.

Les pédicelles, glabres et grêles, mesurent 15 à 30 millimètres de hauteur.

Le calice, glabre, campanulé, se compose d'un tube, plus bref que les segments, haut de $1^{mm},60$ à $2^{mm},40$, et de quatre segments, à bords entiers, plus ou moins largement ovés, plus hauts que larges, aigus au sommet, non appliqués exactement contre la corolle, hauts de $9^{mm},10$ à $10^{mm},40$, et larges de $4^{mm},50$ à 7 millimètres.

La corolle, glabre, est presque tubuleuse, légèrement rétrécie à la gorge ; son tube, long de 8 à 10 millimètres, est pourvu, dans sa partie inférieure et en face des filets oppositipétales, de quatre côtes peu saillantes; ses segments, à bords entiers, étroitement obovés-oblongs, plus hauts que larges, aigus au sommet, mesurent $11^{mm},25$ à 14 millimètres de hauteur et $4^{mm},60$ à 5 millimètres de largeur.

L'androcée se compose de huit étamines, libres entre elles. Le sommet des filets alternipétales, insérés un peu au-dessous du milieu du tube corollin, dépasse nettement le milieu des segments de la corolle; ces filets sont grêles, mais s'élargissent peu à peu à la base; leur partie soudée est longue de $3^{mm},60$ à $4^{mm},40$, leur partie libre, de $14^{mm},25$ à $15^{mm},25$; leur largeur est de $0^{mm},35$ au milieu et de $1^{mm},10$ à la base. Le sommet des filets oppositipétales, insérés un peu au-dessus du milieu du tube corollin, atteint presque l'extrémité des segments de la corolle, dépassant par conséquent le sommet des filets alternipétales; ces filets sont grêles, mais s'élargissent peu à peu à la base; leur partie soudée est longue de $3^{mm},50$ à 4 millimètres, leur partie libre, de 15 millimètres à $16^{mm},75$; leur largeur est de $0^{mm},35$ au milieu et de $1^{mm},15$ à la base. Les anthères sont inconnues.

Les écailles sont rectangulaires ou trapéziformes, obtuses au sommet, plus larges que longues, hautes de $0^{mm},6$ à $0^{mm},7$ et larges de $1^{mm},1$ à $1^{mm},25$.

Les follicules, glabres, brièvement soudés entre eux à la base, sont ovés-oblongs, rétrécis à la base et atténués au sommet ; leur partie soudée est longue de $0^{mm},90$; leur partie libre mesure $5^{mm},80$ à $6^{mm},30$ de hauteur et $2^{mm},80$ de largeur. Lorsque les follicules sont jeunes, ils sont appliqués les uns contre les autres ; mais lorsqu'ils sont très âgés, ils se recourbent en dehors et deviennent ainsi nettement divergents. Les styles, plus longs que les follicules, hauts de 14 millimètres, grêles, sont terminés au sommet par un stigmate légèrement dilaté. Dans chaque follicule, les placentes sont constitués par deux cordons grêles et verticaux, parallèles à chacun des deux bords internes des follicules et portant des ovules sur toute leur longueur.

Les graines, très nombreuses dans chaque follicule, sont arquées, arrondies à la base et atténuées au sommet ; le test, couvert de rides longitudinales peu saillantes, dépasse un peu l'amande au sommet, formant ainsi une sorte d'aile longue de $0^{mm},40$; la graine tout entière mesure $1^{mm},40$ de hauteur et $0^{mm},52$ de largeur.

Cette plante, qui porte le nom de M. Guignard, membre de l'Institut et Directeur honoraire de l'École supérieure de Pharmacie, a été récoltée par M. Perrier de la Bâthie, en janvier 1905, dans les bois sablonneux très secs de Manongarivo.

Kalanchoe Mangini R. H. et P. B.

Cette plante, vivace et polycarpique, possède une souche ligneuse, de 5 à 10 millimètres de diamètre, qui émet, simultanément, de nombreuses tiges, stériles et florifères. Les tiges stériles, longues de 24 millimètres, sont toujours poilues et grêles ; leur diamètre est de 3 millimètres, à la base et de $1^{mm},4$, au milieu ; leurs entre-nœuds sont subégaux et ne dépassent pas 6 millimètres de hauteur. Les tiges florifères, hautes de $12^{cm},50$ à 27 centimètres, sont érigées, grêles, simples ou quelquefois un peu rameuses ; leurs deux entre-nœuds supérieurs,

longs de 14 à 30 millimètres, sont très nettement pubescents; le troisième entre-nœud, un peu plus bref et ne dépassant pas 8 à 9 millimètres de hauteur, n'est couvert que de quelques poils ; les autres entre-nœuds, d'une longueur variant entre 7 et 11 millimètres, sont glabres ; le diamètre des tiges florifères est de 4 millimètres, à la base et de $1^{mm},6$, au milieu. Après la floraison, les tiges florifères se dessèchent et un ou deux rameaux se développent alors, dans leur partie inférieure, un peu au-dessus des cicatrices foliaires.

Les feuilles inférieures, glabres ou très légèrement poilues sur les deux faces et sur les bords, sont opposées, plus hautes que larges, obovées-orbiculaires, obovées ou obovées-oblongues, très obtuses au sommet, légèrement rétrécies dans leur partie inférieure en un pétiole à peine distinct du limbe, large et très bref, encore dilaté à sa base ; ces feuilles ont des bords généralement entiers, mais quelquefois pourvus dans la partie supérieure de deux ou trois crénelures larges, obtuses et peu distinctes; elles mesurent $17^{mm},50$ à 26 millimètres de hauteur et $9^{mm},50$ à 13 millimètres de largeur. Les feuilles supérieures, à bords toujours très entiers, légèrement poilues sur les deux faces et sur les bords, sont opposées, obovées, subobtuses au sommet, rétrécies dans leur partie inférieure en un pétiole bref et large, très peu élargi à la base; elles mesurent $12^{mm},5$ de hauteur et $6^{mm},2$ de largeur. Les feuilles, qui se trouvent à l'aisselle des pédoncules inférieurs de l'inflorescence, sont légèrement poilues sur les deux faces et sur les bords; elles ont des bords toujours très entiers et sont oblongues-linéaires, subobtuses au sommet, à peine rétrécies dans la partie inférieure en un pseudo-pétiole élargi à la base et aussi large que le limbe; elles mesurent 10 millimètres de hauteur et $2^{mm},6$ de largeur au milieu et à la base.

L'inflorescence, lâche et pauciflore, est subpaniculiforme; dans leur partie médiane, les pédoncules opposés, issus de l'axe principal, portent des bractées opposées, à l'aisselle desquelles se développent, à la fois, des pédicelles et des subglomérules de pseudo-bulbilles, constitués par deux petites feuilles opposées, un peu poilues, obovées, très obtuses au sommet, atténuées dans la partie inférieure en un pétiole très bref et à peine

élargi à la base ; ces petits bulbilles doivent pouvoir reproduire la plante, s'ils viennent à se détacher de l'inflorescence et à tomber sur un sol favorable. Les bractées, poilues en dehors et sur les bords, mais glabres en dedans, sont sessiles, longuement deltoïdes-ovées, un peu rétrécies dans la partie inférieure, subaiguës au sommet, mesurant $3^{mm},60$ de hauteur et $1^{mm},15$ de largeur. La longueur des pédicelles, poilus et grêles, varie de 7 à 10 millimètres.

Le calice campanulé se compose d'un tube beaucoup plus bref que les segments, haut de $0^{mm},40$ à $0^{mm},80$, et de quatre segments, poilus sur les deux faces et sur les bords, ovés ou ovés-oblongs, rétrécis dans la partie inférieure, subaigus-aigus au sommet, plus hauts que larges, longs de $6^{mm},80$ à $8^{mm},90$ et larges de $2^{mm},40$ à $3^{mm},50$.

La corolle est suburcéolée, rétrécie dans sa partie inférieure; son tube, beaucoup plus long que les segments, haut de 21 à 24 millimètres, est pourvu, dans sa partie inférieure, de quatre côtes saillantes, situées en face des filets oppositipétales; ses segments, très largement ovés, sont rétrécis dans la partie inférieure et émarginés au sommet, avec un apicule situé au milieu des deux lobes formés par l'émargination, lobes dont il dépasse nettement le sommet; ces segments, un peu plus larges que hauts, sont longs de $3^{mm},70$ à $4^{mm},40$ et larges de $4^{mm},60$ à $5^{mm},05$.

L'androcée se compose de huit étamines, tout à fait libres entre elles. L'extrémité des filets alternipétales, insérés au sommet de la partie rétrécie du tube corollin, par conséquent au-dessous du milieu de ce tube, dépasse un peu la base des segments de la corolle; dans leur partie soudée, ces filets sont nettement saillants à l'intérieur de la corolle, jusqu'à la base de celle-ci; ils sont grêles, mais s'élargissent, peu à peu, dans leur partie inférieure, puis se rétrécissent très légèrement vers la base, mais ils restent toujours plus larges dans cette partie que dans leur milieu ; leur partie soudée est longue de $4^{mm},80$ à $5^{mm},50$; leur partie libre, de 17 à 20 millimètres; leur largeur varie de $0^{mm},45$ à $0^{mm},55$ dans la partie médiane et de 1 millimètre à $1^{mm},50$ dans la partie inférieure. Le sommet des filets oppositipétales, insérés un peu plus haut que les

filets alternipétales, dépasse légèrement l'extrémité supérieure de ces derniers, mais n'atteint pas cependant le milieu des segments de la corolle ; ces filets sont grêles, mais s'élargissent, peu à peu, dans leur partie inférieure et conservent la même largeur jusqu'à la base; leur partie soudée est longue de $5^{mm},10$ à 6 millimètres, leur partie libre de $17^{mm},50$ à $18^{mm},90$; leur largeur varie de $0^{mm},45$ à $0^{mm},50$ dans la partie médiane et de 1 millimètre à $1^{mm},20$ dans la partie inférieure. Les anthères, réniformes, aussi hautes que larges ou un peu plus larges que hautes, mesurent $1^{mm},60$ à $1^{mm},70$ de longueur et $1^{mm},60$ à $1^{mm},85$ de largeur.

Les carpelles, assez longuement soudés entre eux à la base, sont appliqués les uns contre les autres; ils sont ovés, rétrécis à la base et atténués insensiblement dans la partie supérieure en styles grêles, beaucoup plus longs qu'eux, et terminés au sommet par des stigmates légèrement dilatés; leur partie soudée est haute de $1^{mm},60$ à 2 millimètres; leur partie libre est longue de $6^{mm},40$ à $7^{mm},20$ et large de $2^{mm},20$; les styles sont longs de 14 millimètres à $17^{mm},50$.

Les écailles, linéaires, à peine élargies dans leur partie inférieure, sont émarginées au sommet; elles mesurent $1^{mm},70$ à $1^{mm},80$ de hauteur et $0^{mm},50$ de largeur.

Dans chaque carpelle, les placentes sont réduits à deux cordons grêles et verticaux, parallèles à chacun des deux bords internes des carpelles et portant des ovules sur toute leur longueur.

Les graines, très nombreuses dans chaque follicule, sont obovées-oblongues, très obtuses au sommet, atténuées dans leur partie inférieure, hautes de $0^{mm},90$ et larges de $0^{mm},27$; leur test, pourvu de rides longitudinales peu saillantes, s'applique exactement sur l'amande, qu'il ne dépasse point aux deux extrémités.

Cette plante, qui porte le nom de M. Mangin, membre de l'Institut, professeur au Museum d'Histoire naturelle, a été récoltée par M. Perrier de la Bâthie, en septembre 1911, sur les rocailles du versant ouest du massif d'Andringitra, à environ 1.800 mètres d'altitude.

Kalanchoe Milloti R. H. et P. B.

C'est un sous-arbrisseau à tiges ligneuses, très nombreuses, ne dépassant pas 40 centimètres de hauteur, les unes stériles, les autres florifères. Les tiges stériles naissent à la base de la tige, un peu au-dessous des cicatrices foliaires. Les tiges, sauf à la base où elles sont glabres, les feuilles et les bractées, sur leurs deux faces, l'inflorescence et les pédicelles sont couverts d'un duvet cotonneux, grisâtre, constitué par des poils formés d'un bref pédicule et de trois longues branches aigues. La tige, assez robuste, a un diamètre de 8 millimètres à la base et de $3^{mm},25$ au milieu ; elle n'est pas crassulante, sauf dans sa jeunesse. Les feuilles, assez régulièrement espacées sur les tiges florifères et les rejets stériles, sont opposées-décussées. La longueur des entre-nœuds varie de 1 à 5 centimètres, les supérieurs étant plus allongés que les inférieurs.

Les feuilles inférieures et médianes sont épaisses et pétiolées ; le limbe orbiculaire ou ové-orbiculaire, un peu plus haut que large, est arrondi au sommet, mais aigu en raison de la dent qui le termine, à bords garnis de fortes dents aiguës, sauf dans la partie inférieure où le limbe s'atténue brusquement en pétiole ; il est long de 35 à 61 millimètres et large de $32^{mm},50$ à $55^{mm},50$; le pétiole, charnu, canaliculé en dessus, à peine élargi à la base, est plus bref que le limbe ; sa longueur varie de 11 à 18 millimètres et sa largeur de 3 à 4 millimètres. Les feuilles médianes-supérieures sont moins épaisses que les feuilles inférieures ; leur limbe, obové, lancéolé, aigu au sommet en raison de la dent médiane qui le termine, est bordé de dents aiguës, peu nombreuses, plus larges et moins profondes que celles des feuilles inférieures ; leur pétiole, large, n'est distinct du limbe que par l'absence de dents ; ces feuilles mesurent 21 à 27 millimètres de longueur et 8 millimètres à $10^{mm},75$ de largeur. Les feuilles supérieures et les bractées inférieures, encore moins épaisses que les feuilles médianes, ont des bords entiers et sont absolument sessiles, nettement obovées et aiguës ; leur longueur varie de $10^{mm},50$ à $15^{mm},50$, et leur largeur, de 3 millimètres à $5^{mm},25$. Il convient de noter que ces feuilles, toujours dressées et à limbe vert-blanchâtre,

passent insensiblement des unes aux autres. Les cicatrices foliaires opposées ont la forme d'un croissant et ne se rejoignent point par les extrémités de leurs bords internes.

L'inflorescence, paniculiforme ou subcorymbiforme, est composée d'un petit nombre de pédoncules opposés, terminés au sommet par une cyme bipare, peu ramifiée ; elle mesure 2 centimètres à $17^{cm},50$ de hauteur et $3^{cm},5$ à 12 centimètres de largeur. Les bractées supérieures, caduques, épaisses et à bords entiers, sont ovées, lancéolées, aiguës au sommet, plus hautes que larges ; leur longueur est de 6 millimètres, leur largeur de $2^{mm},10$. Les pédicelles, assez épais, sont longs de 3 à 4 millimètres.

Le calice, poculiforme, appliqué assez exactement contre la corolle, est couvert en dehors, en dedans et sur les bords, de glandes pédicellées ; on ne trouve de poils à trois branches qu'en dehors et sur les bords ; le tube, un peu plus long que les segments, est haut de $4^{mm},20$ à $5^{mm},20$; les segments, nettement deltoïdes, subaigus au sommet, un peu plus hauts que larges, mesurent $3^{mm},70$ à $4^{mm},50$ de hauteur et $3^{mm},25$ à $3^{mm},50$ de largeur.

La corolle, couverte extérieurement de poils à trois branches, est tubuleuse, à peine rétrécie à la gorge ; son tube, de couleur verte, plus long que les segments, est haut de $9^{mm},25$ à $10^{mm},40$; ses segments, dressés et de couleur rose, sont subpentagonaux, ou, mieux, linéaires-subquadrangulaires, ni atténués, ni rétrécis à la base, mais atténués insensiblement dans la partie supérieure jusqu'au sommet aigu ; dans la partie supérieure des segments, une légère carène suit extérieurement la nervure médiane ; les segments de la corolle, plus hauts que larges, mesurent $3^{mm},25$ à $3^{mm},60$ de hauteur et $2^{mm},20$ à $2^{mm},45$ de largeur.

L'androcée se compose de huit étamines, absolument libres entre elles. Le sommet des filets alternipétales, insérés au-dessus du milieu du tube corollin, atteint exactement, ou presque, la base des segments de la corolle ; ces filets sont grêles sur toute leur longueur, étant à peine plus larges à la base qu'au milieu ; dans leur partie soudée, ils ne font pas partie saillie à l'intérieur de la corolle ; leur partie soudée est longue de $6^{mm},60$

à 7 millimètres, leur partie libre de $2^{mm},65$ à $2^{mm},80$; leur largeur est de $0^{mm},20$ à $0^{mm},25$ au milieu et de $0^{mm},30$ à $0^{mm},40$ à la base. Le sommet des filets oppositipétales, insérés un peu plus haut que les filets alternipétales, n'atteint pas tout à fait le milieu des segments de la corolle ; comme les filets alternipétales, ils sont grêles sur toute leur longueur, étant à peine plus élargis à la base qu'au milieu ; leur partie soudée est longue de $7^{mm},80$ à $8^{mm},20$; leur partie libre de $2^{mm},70$ à $2^{mm},80$; leur largeur est de $0^{mm},20$ à $0^{mm},25$ au milieu, et de $0^{mm},30$ à $0^{mm},35$ à la base. Les anthères, jaunes, largement réniformes, un peu plus larges que hautes, mesurent $0^{mm},70$ à $0^{mm},75$ de hauteur et 1 millimètre à $1^{mm},10$ de largeur.

Les carpelles, assez longuement soudés entre eux à la base, sont oblongs, atténués en styles, plus brefs qu'eux et terminés par des stigmates un peu dilatés ; la partie soudée des carpelles est haute de $2^{mm},50$ à 3 millimètres ; la partie libre est haute de $5^{mm},60$ à 6 millimètres, et large de $1^{mm},80$; les styles sont longs de $2^{mm},75$ à $2^{mm},90$. Dans chaque carpelle, les placentes sont réduits à deux cordons grêles et verticaux, parallèles à chacun des deux bords internes des carpelles et portant des ovules sur toute leur longueur.

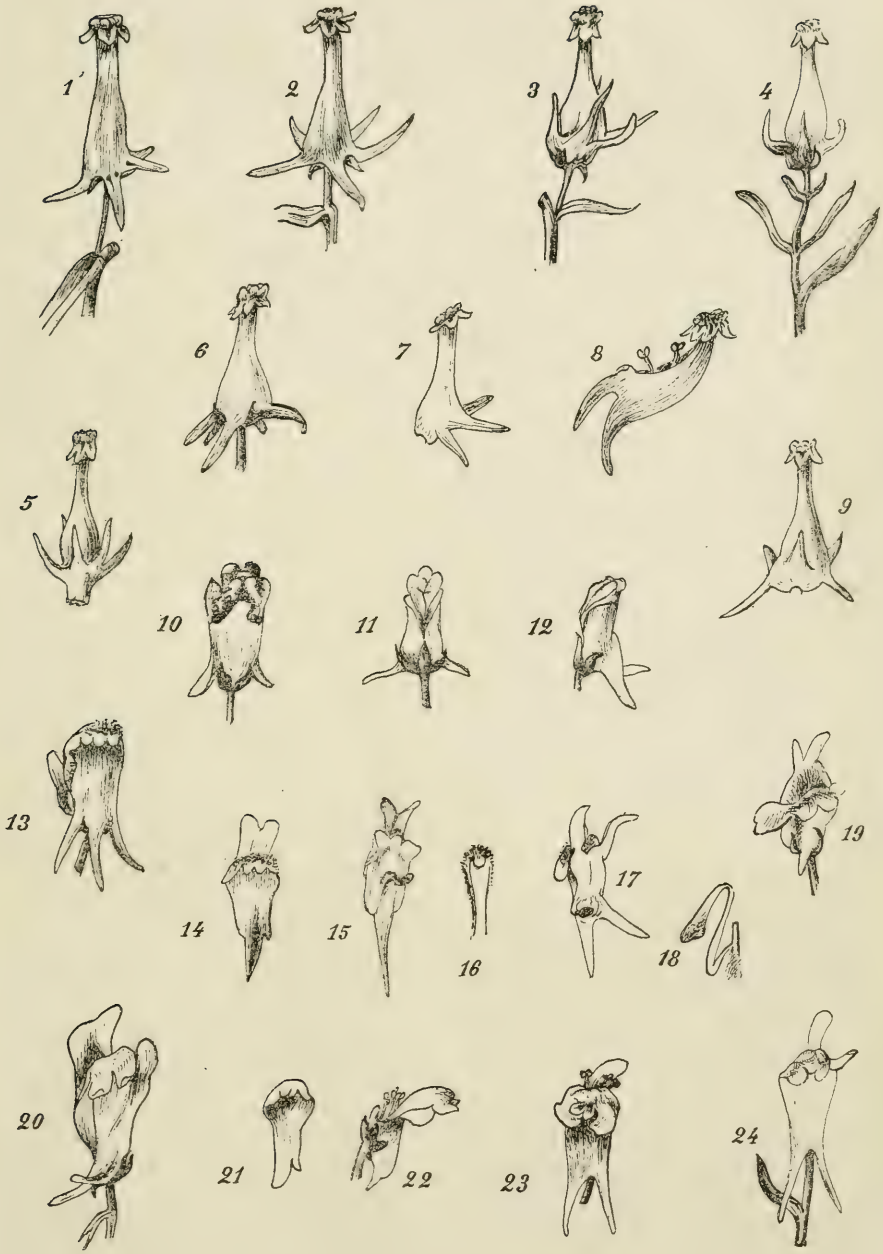
Les écailles, subtrapéziformes, sont nettement émarginées au sommet, un peu plus larges que hautes, mesurant $0^{mm},80$ à $0^{mm},90$ de hauteur et $0^{mm},95$ à 1 millimètre de largeur.

Les graines, nombreuses dans chaque follicule, sont obovées, obtuses au sommet et à la base ; leur test, couvert de rides longitudinales, nombreuses et peu saillantes, s'applique exactement sur l'amande, qu'il ne dépasse pas ; ces graines mesurent $0^{mm},80$ de hauteur et $0^{mm},38$ de largeur.

Cette plante, qui est dédiée à M. Millot, professeur de dessin au Muséum d'Histoire naturelle, a été récoltée par M. Perrier de la Bâthie, en juillet 1910, sur les rocailles, les grès dénudés et les roches éruptives du mont Vohibory, à une altitude d'environ 400 mètres.

Ce travail a été fait, partie à Madagascar, partie à Paris, dans le laboratoire d'Organographie et de Physiologie végétales du

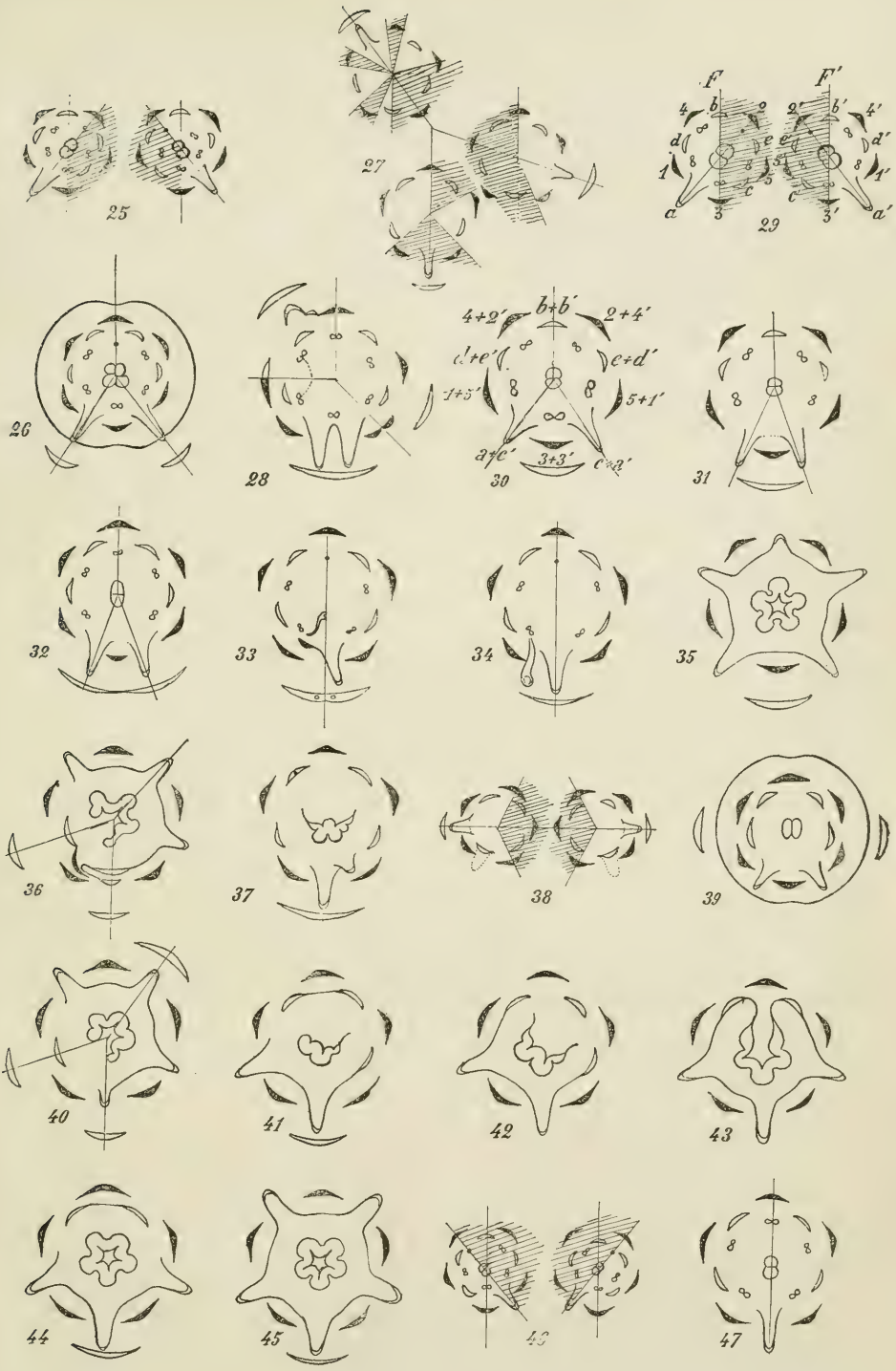
Muséum d'Histoire naturelle. Nous sommes heureux d'exprimer ici, à M. Van Tieghem, Secrétaire perpétuel de l'Académie des Sciences, et Directeur de ce laboratoire, l'expression de notre vive et profonde gratitude, pour l'extrême bienveillance qu'il nous a manifestée.



P. Vuillemin del.

Linaria vulgaris.

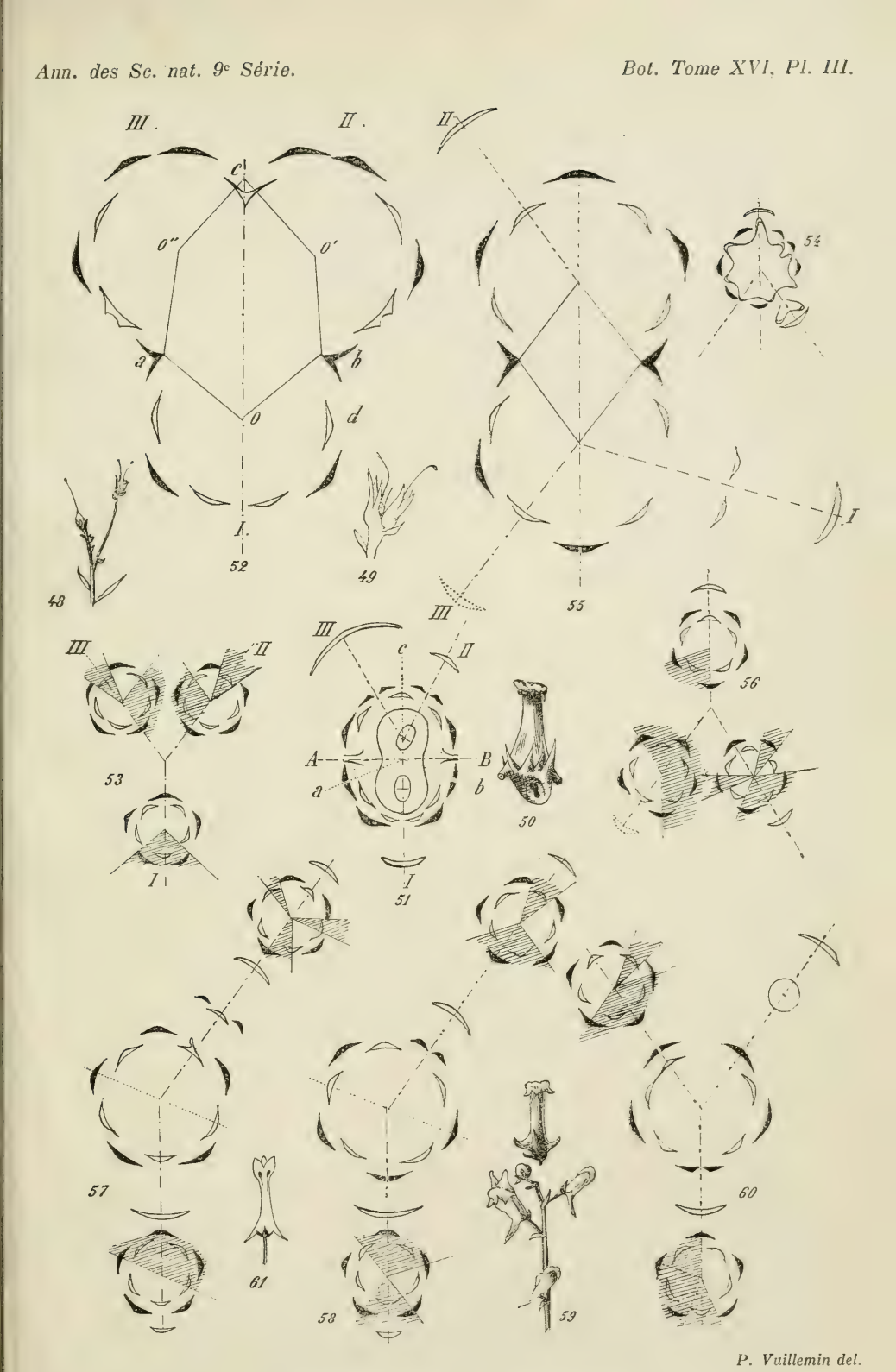
Masson et Cie, Éditeurs.



P. Vuillemin del.

Linaria vulgaris.

Masson et Cie, Éditeurs.



P. Vuillemin del.

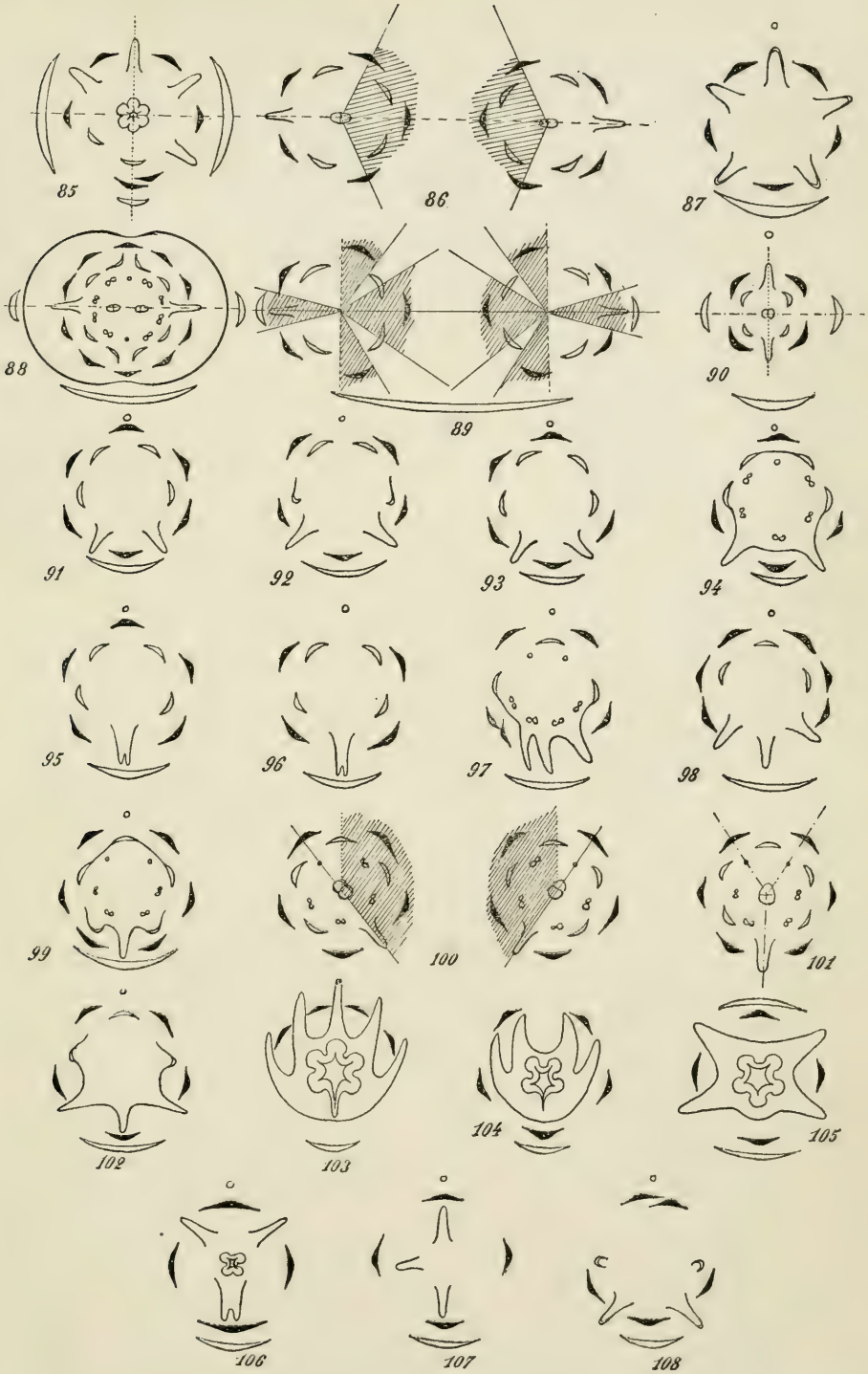
Linaria striata × genistifolia.

Masson et Cie, Éditeurs.

P. Vuillemin del.

Linaria spuria.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS.



P. Vuillemin del.

Linaria spuria.

Masson et Cie, Éditeurs.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Formation des pigments anthocyaniques, déterminée dans les feuilles par la décortication annulaire des tiges, par R. Combes 1
Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique, par O. Lignier et A. Tison 55
La Pélorie et les anomalies connexes d'origine gamogemmique, par P. Vuillemin 187
Influence du milieu sur la résistance du Pénicille crustacé aux substances toxiques, par Alf. Le Renard 277
Observations sur le *Psaronius brasiliensis*, par F. Pelourde 337
Note sur les Dixylées, par F. Pellegrin 353
Contribution à l'étude des Crassulacées malgaches, par R. Hamet et Perrier de la Bathie 361

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches I à V. — Divers aspects et diagrammes de Pélories.
Figures dans le texte 1 à 40. — Structure de la fleur des Gnétales.
Figures dans le texte 1 à 7. — Structure du *Psaronius*.

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

Combes (R.). — Formation des pigments anthocyaniques, déterminée dans les feuilles par la décortication annulaire des tiges 1
Hamet (R.). — Contribution à l'étude des Crassulacées malgaches 361
Le Renard (Alf.). — Influence du milieu sur la résistance du Pénicille crustacé aux substances toxiques 277
Lignier (O.). — Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique. 55
Pellegrin (F.). — Note sur les Dixylées 353
Pelourde (F.). — Observations sur le *Psaronius brasiliensis* 337
Perrier de la Bathie. — Voir Hamet (R.).
Tison (A.). — Voir Lignier (O.).
Vuillemin (P.). — La Pélorie et les anomalies connexes d'origine gamogemmique 187

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS - VIe ARR.

Deuxième Expédition Antarctique Française

Commandée par le Dr **JEAN CHARCOT** (1908-1910)

Documents scientifiques
publiés sous les auspices du Ministère de l'Instruction Publique

Sous la direction de **L. JOUBIN**, Professeur au Muséum d'Histoire naturelle.

SCIENCES NATURELLES. Fascicules parus :

FLORE ALGOLOGIQUE ANTARCTIQUE ET SUBANTARCTIQUE

Par L. GAIN, Docteur ès sciences, Naturaliste de l'expédition.

1 volume in-4 de 218 pages avec 8 planches hors texte ..... **24** fr.

ÉCHINODERMES (Astéries, Ophiures, Échinides)

Par R. KOEHLER, Professeur à l'Université de Lyon.

1 vol. in-4, de 270 pages avec 16 planches doubles ..... **34** fr.

ANNÉLIDES POLYCHÈTES

Par Ch. GRAVIER, Assistant au Muséum.

1 volume in-4, de 165 pages, avec 12 planches hors texte ..... **24** fr.

GASTROPODES PROSOBRANCHES SCAPHOPODES et PÉLÉCYPODES

Par Édouard LAMY, Assistant au Muséum.

AMPHINEURES

Par le Dr Joh. THIELE.

1 volume in-4, de 34 pages, avec 1 planche hors texte ..... **4** fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

La Pélorie et les anomalies connexes d'origine gamogemmique, par P. Vuillemin *(suite)* 193

Influence du milieu sur la résistance du Pénicille crustacé aux substances toxiques, par Alf. Le Renard 277

Observations sur le *Psaronius brasiliensis*, par F. Pelourde.. 337

Note sur les Dixylées, par F. Pellegrin 353

Contribution à l'étude des Crassulacées malgaches, par R. Hamet et Perrier de la Bathie 361

Table des matières contenues dans le tome XVI 379

Table des planches et figures dans le texte contenues dans le tome XVI 379

Table des articles par noms d'auteurs 379

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Planches I à V. Divers aspects et diagrammes des pélories.

Figures dans le texte 1 à 7. — Structure du *Psaronius*.

15938-11. — Corbeil. Imprimerie Crété.

New York Botanical Garden Library
3 5185 00260 2488